†

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XLVII

1

ЯНВАРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА 1962 ЛЕНИНГРАД

Адрес Редакции: Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1,
Издательство Академии наук СССР, Редакция «Ботанического журнала»

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОРГАН ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

ТОМ XLVII

ВЫПУСКИ 1—6



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1962 ЛЕНИНГРАД

Ю. С. Григорьев

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ЭКОЛОГИИ ЕЖИ СБОРНОЙ

(ОБ ИСТОРИЗМЕ В БИОЛОГИИ В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМОЙ ПОЛИПЛОИДИИ)

С 2 рисунками

(Получено 17 IX 1961)

Ежа сборная, *Dactylis glomerata* L. — многолетний, дерновинный злак, хорошо известный не только ботаникам, но и растениеводам. Он широко распространен в лесах и на лугах лесной зоны Европы и Западной Сибири, причем постоянно используется как кормовое растение. Кроме того, этот злак, обладающий высокими кормовыми качествами, уже довольно давно введен в культуру. В настоящее время ежа культивируется не только на территории ее естественного ареала, например в Европе, но и далеко за ее пределами, в частности, в Америке, Австралии и Новой Зеландии. В этих странах ежа хорошо прижилась и нередко дичает. В качестве натурализовавшегося растения она встречается также в Японии. Таким образом, область современного распространения *D. glomerata* охватывает несколько континентов. По площади эта огромная область намного превышает первичный, естественный ареал данного вида.

Но естественный ареал *D. glomerata* все же достаточно обширен. Он включает всю Европу (кроме северной ее части), южную полосу Западной Сибири и северный Казахстан, горы Средней Азии, западные Гималаи, Афганистан, Иран, Малую Азию, Кавказ и, наконец, Северную Африку (рис. 1). Кроме того, может быть намечен относительно небольшой, изолированный (?) участок ареала, расположенный в южном Китае, главным образом в провинциях Юннань и Сычуань. Границы этого участка нанесены на карте ориентировочно и требуют уточнения.

Природные условия в пределах столь обширного ареала, конечно, весьма разнообразны. Но, пожалуй, наиболее существенно то, что ареал расположен в двух резко различных климатических зонах. Бо́льшая, северная его часть, а также китайский участок находятся в гумидной зоне, а относительно небольшая южная часть — в аридной зоне, в области Древнего Средиземья.

На севере в гумидной зоне ежа распространена особенно широко, причем обитает обычно в условиях постоянно достаточной влагообеспеченности (в лесах, на равнинных и горных лугах и т. п.), в связи с чем некоторые авторы считают это растение типичным мезофитом (Шенников, 1941; Малкина-Крупникова, 1951). Однако результаты наблюдений и опытов в аридной зоне показывают, что ежа несомненно обладает некоторой засухоустойчивостью и является вовсе не мезофитом, а ксеромезофитом (или гемиксерофитом; Григорьев, 1959).

Распространение ежи в аридной зоне имеет в общем локальный характер. Она растет здесь преимущественно в горах, а также в предгорьях и местами на морских побережьях и вовсе не встречается на обширных территориях пустынных и сухостепных равнин.

Одним из аридных горных районов, где ежа распространена достаточно широко, является так называемый Гиссаро-Дарвазский район, т. е. центральная часть Памиро-Алая. Ежа обитает здесь преимущественно в средней полосе гор, где климат относительно влажный (годовая сумма осадков 600—900 мм и более) и в ландшафте преобла-

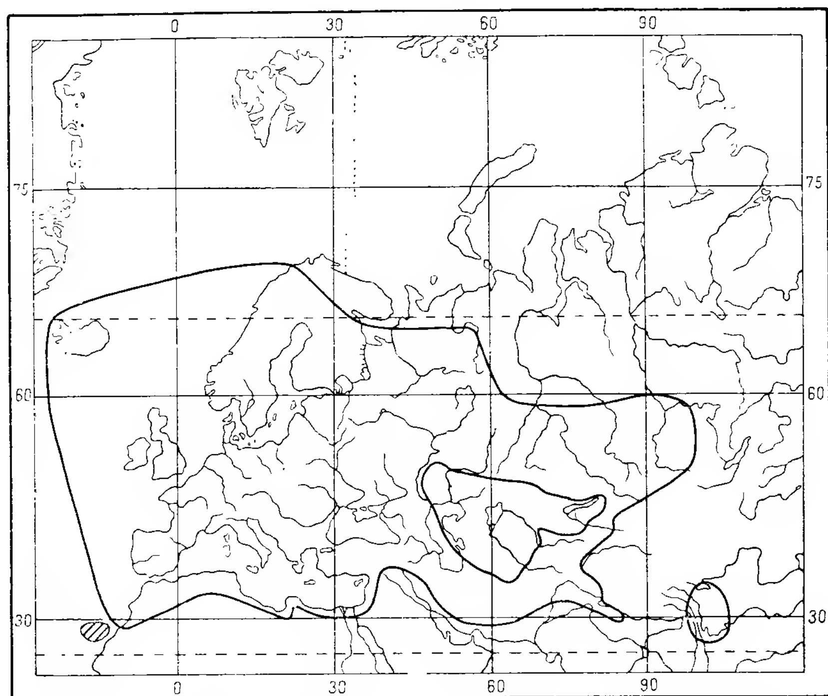


Рис. 1. Ареалы *Dactylis glomerata* L. (*сплошная линия*) и *D. smithii* Link. (*косой штрих*). (По Стеббинсу [Stebbins, 1956] с некоторыми исправлениями).[1]

дает широколиственная древесно-кустарниковая растительность. Одним из самых обычных, основных компонентов травяного яруса этой растительности является именно ежа.

Эти данные сами по себе никак не свидетельствуют о засухоустойчивости ежи. Можно даже подумать, что они подтверждают правильность точки зрения о мезофильной природе данного растения. Но это представление все же не отвечает действительности.

Как известно, осадки в Гиссаро-Дарвазском районе, как и во всем Памиро-Алае, выпадают лишь в более холодное время года (осень—зима—весна), тогда как летом, т. е. в период максимальных температур, осадков почти не бывает. Летняя засуха проявляется в той или иной мере во всех высотных поясах этой горной страны, в том числе и в среднегорном поясе. В связи с этим широколиственная древесно-кустарниковая растительность данного пояса представляет собой не настоящие густые леса, а разреженные ценозы паркового типа. Причем во время летней засухи многие древесные породы этих ценозов частично сбрасывают листву, а травянистые растения засыхают. Одним из травянистых многолетников, надземные части которых летом засыхают (что, однако, не сопровождается гибелью всего растения), как раз и является ежа.

[1] Основных исправлений два: 1) в соответствии с имеющимися данными (Stefanson, 1948; A. Löwe a. D. Löwe, 1956; Beddows, 1959) на нашей карте показано, что *D. glomerata* встречается в Исландии, тогда как на карте Стеббинса Исландия лежит за пределами ареала данного вида; 2) на основании многочисленных гербарных материалов и литературных данных, северная граница ареала *D. glomerata* в европейской части СССР и Западной Сибири проведена на нашей карте значительно южнее, а восточная граница — западнее по сравнению с положением этих границ на карте Стеббинса (рис. 2).

Нам приходилось наблюдать это растение у нижней границы древесно-кустарникового пояса Гиссаро-Дарвазского района— в предгорьях Гиссарского хребта под Душанбе (абс. выс. около 850 м), где выпадает в среднем 630 мм осадков в год. Ежа растет здесь на северных склонах лёссовых холмов в розариях (*Rosa kokanica* Rgl.), а также на старых залежах на месте розариев. В этих условиях новые побеги ежи появляются среди сухих листьев иногда уже в ноябре, после первых осенних дождей, или же, в зависимости от осадков и зимних температур, в более поздние сроки, чаще лишь в январе или феврале. Колошение и цветение бывает в мае—июне, а в середине июля вегетация уже заканчивается, надземные части растения полностью или почти полностью засыхают.

Зимой и весной (примерно до конца мая) благодаря обилию осадков ежа хорошо обеспечена влагой. Но в течение июня—июля условия резко ухудшаются. Дождей в это время почти не бывает, влажность почвы снижается до минимума (до мертвого запаса), а температура воздуха значительно возрастает. И если в таких условиях ежа все же продолжает вегетировать до середины июля, то мы имеем все основания говорить о засухоустойчивости этого растения. Однако от типичных ксерофитов, вегетирующих в течение всего периода длительной летней засухи, ежа отличается достаточно резко, пожалуй, не менее резко, чем от мезофитов, т. е. растений неприспособленных к перенесению засухи. Поэтому мы и называем ежу ксеромезофитом.

В районе Душанбе были поставлены опыты по культуре ежи на склонах лёссовых холмов без искусственного орошения (на богаре), т. е. примерно в таких же условиях, в каких мы вели наблюдения над дикорастущей ежой. Эти опыты дали вполне положительные результаты, показали полную возможность возделывания ежи в данных условиях в хозяйственных масштабах (Мякотина, 1952).

Интересно отметить, что вместе с *Dactylis glomerata* в культуре испытывались также и некоторые другие многолетние злаки, а именно — *Bromus inermis* Leyss., *Festuca pratensis* Huds., *Alopecurus pratensis* L., *Phleum pratense* L., *Poa pratensis* L. и *Agrostis alba* L., распространенные в северной гумидной зоне не менее широко, чем ежа.

Все эти травы дали весной хорошие всходы, но в дальнейшем вели себя по-разному. *Bromus inermis* и *Festuca pratensis* сохранялись в культуре в течение нескольких лет. Но на второй и третий год жизни плодоносили только 0,3% растений этих видов, остальные находились в фазе кущения. Что касается *Alopecurus pratensis*, *Phleum pratense*, *Poa pratensis* и *Agrostis alba*, то всходы этих растений в год посева летом засохли. Осенью, после дождей, отросли лишь единичные экземпляры лисохвоста и тимофеевки; мятлик и полевица совсем не отростали (Мякотина, 1952). Таким образом, эти четыре вида, в противоположность еже, не выдержали испытания на засухоустойчивость, обнаружив тем самым свою мезофильную природу.

Другим районом аридной зоны, где были получены некоторые интересные для нас данные по экологии *Dactylis glomerata*, является Пале-

стина — преимущественно более северная ее часть. Нур и Зохари (Nur a. Zohary, 1959а) выявили здесь две формы *D. glomerata* — диплоидную ($2n=14$) и тетраплоидную ($2n=28$), которые были обнаружены в 150 географических пунктах. Кроме того, в одном из этих пунктов была найдена еще и триплоидная форма (Nur a. Zohary, 1959б).

Диплоидная форма распространена в Палестине локально по склонам невысоких гор с годовым количеством осадков не менее 550 мм. Она входит здесь в состав средиземноморской кустарниковой растительности с господством *Poterium spinosum*. Тетраплоидная форма нередко растет вместе с диплоидной, но, кроме того, обитает и в более засушливых условиях, где диплоидная форма вовсе не встречается. В частности, тетраплоидная *D. glomerata*, распространенная в общем шире, чем диплоидная, была найдена в нескольких пунктах более южной, пустынной части Палестины (местность Negev). Растет она здесь только на невысоких горах и притом в отдельных местообитаниях, несколько более влажных, чем открытые горные склоны. Но эти местообитания получают в течение года такое количество влаги, которое соответствует всего лишь 250—300 мм осадков (Boyko a. Tadmor, 1954).

Таким образом, в Палестине с ее жарким и засушливым климатом (особенно на юге), *D. glomerata* местами растет в значительно более засушливых условиях, чем в Гиссаро-Дарвазском районе Памиро-Алая. Напомним, что в среднем поясе гор Гиссаро-Дарваза, где распространена ежа, выпадает в год не 250—300 мм осадков, как на юге Палестины, а 600—900 мм и более.

Фактические данные, характеризующие в той или иной мере гидроэкологию ежи, имеются не только в упомянутых выше, но и в некоторых других работах (см., например: Головченко, 1953; Гусейнов, 1955; Maire, 1955, и др.). Но детально рассматривать эти работы нам кажется излишним так как ничего принципиально нового это не даст. Отметим только, что все перечисленные авторы, по существу, свидетельствуют о засухоустойчивости ежи, о том, что данное растение не является мезофитом. При этом, некоторые из них (Головченко, Гусейнов) рекомендуют ежу для культуры в качестве кормового растения в аридных условиях.

Но как известно, *D. glomerata* отличается большим полиморфизмом, что хорошо иллюстрируется обилием подвидов, разновидностей и форм, выделенных разными авторами в пределах данного вида (Domin, 1943; Stebbins a. Zohary, 1959). В связи с этим можно предположить, что засухоустойчивость свойственна не всему виду *D. glomerata*, а только тем его формам (подвидам, разновидностям), которые распространены в аридной зоне, тогда как формы гумидной зоны не являются засухоустойчивыми.

Это предположение в значительной мере опровергается результатами опытов Е. А. Мякотиной (1952). Она культивировала в окрестностях Душанбе на богаре, т. е. без искусственного орошения, не только местную дикорастущую ежу, но и образцы ее из разных районов гумидной зоны, в частности из г. Моршанска (Тамбовская обл.) и Белоруссии (Турская сельскохозяйственная опытная станция в Полесье). Инорайонные формы развивались под Душанбе вполне нормально, но ежа из Моршанска оказалась менее долговечной, чем местная; на третий год жизни в ее посевах погибло 85—87% растений. Ежа из Белоруссии росла под Душанбе хорошо. Путем скрещивания ежи местной и белорусской Мякотиной удалось получить (на богаре!) гибридную форму (сорт), обладающую некоторыми хозяйственноценными особенностями, превосходящую по своим качествам местную дикорастущую форму.

Основываясь на этих данных, можно считать, что ежа из гумидной зоны по своей засухоустойчивости существенно не отличается от среднеазиатской ежи, что засухоустойчивость свойственна, по-видимому, многим северным формам *D. glomerata*, а не только тем ее формам, которые распространены в аридной зоне.

Этот вывод хорошо подтвердился результатами специального проверочного опыта, который был поставлен нами в предгорьях западного Тянь-Шаня, под Ташкентом; здесь выпадает в среднем около 350 мм осадков в год, а не 630 мм, как под Душанбе. Опыт заключался в сравнительном испытании в культуре, при одинаковых внешних условиях (на ровном участке с однородным почвенным покровом) образцов ежи, выращенных из семян различного географического происхождения. Семена были собраны в природных популяциях как в гумидной, так и в аридной зоне. Ежа гумидной зоны была представлена в опыте образцами из следующих мест: 1) окрестности поселка Токсово в районе Ленинграда, 2) окрестности пос. Крыжовки Минской области, 3) пойма р. Днепра в Белоруссии. Образцы из аридной зоны были собраны: 1) в долине р. Кондара — притока р. Варзоб (южный склон Гиссарского хр.), 2) в урочище Кайнар-Сай (бассейн р. Пскем в западном Тянь-Шане).

Все образцы ежи были посеяны в ноябре 1958 г. и дали нормальные всходы. В течение весны и начала лета 1959 г. образовались дерновины стерильных побегов, которые оставались зелеными все лето, так как во время летней засухи (в июне—августе) растения периодически поливались. Генеративной фазы в сущности не было. Лишь у 1—2 экземпляров ежи в 1959 г. образовались единичные генеративные стебли.

Вегетация продолжалась нормально до ноября, когда листья ежи были в значительной мере убиты первыми сильными заморозками. Часть листьев, однако же, сохранилась, полного прекращения вегетации зимой 1959—1960 гг. не было. В теплые зимние дни наблюдался замедленный рост побегов, при заморозках рост приостанавливался и листья частично погибали.

Весной (в марте—апреле) 1960 г. интенсивность роста растений значительно возросла. Но листья их неоднократно подмерзали. В середине апреля образцы ежи из аридной зоны (т. е. из Средней Азии) потеряли вследствие последнего сильного заморозка около 50% листьев; образцы же из северной гумидной зоны пострадали от этого заморозка сравнительно слабо.

В дальнейшем все растения полностью оправились, образовали новые листья и уже в первых числах мая начали колоситься. Однако цветение образцов ежи разного географического происхождения проходило в разные сроки. Образцы из северной гумидной зоны цвели во второй половине мая, а среднеазиатские — в конце мая и в первой половине июня. Более позднее цветение среднеазиатских растений в 1960 г. было связано с тем, что они потеряли много листьев во время последнего заморозка в середине апреля. В 1961 г. сильных заморозков в апреле не было, и все растения ежи как северные, так и южные (среднеазиатские) цвели одновременно — в середине мая.

В соответствии с различиями в сроках цветения плоды у разных образцов ежи созревали в 1960 г. в разные сроки. Южные образцы плодоносили несколько позднее, чем северные. Но к началу июля у растений всех образцов генеративные стебли были уже сухими, а плоды в значительной мере осыпались.

В 1960 г. участок с ежой совсем не поливался и растения вегетировали только за счет влаги атмосферных осадков, накопившейся в почве в течение осени, зимы и весны. В летние месяцы 1960 г. дождей почти не было (что вообще характерно для Ташкента, как и для всей южной части Средней Азии), дневные температуры нередко достигали 36—38° и запасы влаги в почве постепенно уменьшались (см. таблицу). Если 23 июня количество доступной растениям почвенной влаги на глубине 20—100 см

достигало 5—8%, то к 15 августа это количество снизилось до 1—7%; мертвый запас влаги в почве опытного участка (серозем на лёссе) равен ориентировочно 5—6%.

Вследствие ухудшения условий водоснабжения у всех образцов ежи уже в июне началось засыхание листьев, которое продолжалось все лето. Некоторые листья погибали целиком, у других же засыхала только верхняя часть, тогда как нижняя часть пластинки оставалась зеленой и в завядшем состоянии сохранялась до осени. Следует заметить, что сохранение части листьев (точнее частей некоторых листьев) до осени нередко наблюдалось и под Душанбе, в особенности в посевах ежи на опытных участках. На таких участках благодаря соответствующей обработке почвы влажность ее летом бывает выше, чем на необработанных склонах с естественными популяциями ежи. К тому же на склонах часть выпадающей влаги не впитывается в почву, а стекает вниз; вследствие этого влажность почвы склонов еще более снижается по сравнению с почвами ровных, обработанных участков.

Динамика влажности почвы на участке с посевами *Dactylis glomerata* (Ташкент, 1960 г.)

Глубина (в см)	Содержание влаги (в %)			
	23 VI	11 VII	2 VIII	15 VIII
0—10	3.80	3.87	2.27	2.19
10—20	8.90	9.00	5.45	4.32
20—30	11.20	9.64	7.70	6.23
30—40	12.53	10.20	7.81	7.05
40—50	12.52	10.63	9·41	7.52
50—60	13.01	10.95	10.19	8.70
60—70	12,54	11.66	11.23	9.39
70—80	12.88	12.21	11.64	10.71
80—90	13.10	12.65	12.16	11.61
90—100	13.11	13.38	13.22	12.43

В конце августа под Ташкентом общее количество сохранившихся зеленых частей листьев не превышало по глазомерной оценке 10—15% всей массы листвы побегов, образующих дерновины ежи. Причем это количество у всех образцов ежи как у северных, так и у южных было примерно одинаковым. Этот последний факт для нас наиболее важен. Он хорошо согласуется с результатами опытов Мякотиной (см. выше), так как свидетельствует о том, что северные, лесные формы ежи по своей засухоустойчивости не уступают южным, среднеазиатским формам.

Осенью 1960 г., после первых дождей, сохранившиеся части листьев ежи восстановили свою тургесцентность и имели вполне нормальный вид; наряду с этим у растений начался рост новых листоносных побегов. То же самое наблюдается и в том случае, если полузасохшую ежу летом обильно полить: растения сразу же начинают активно вегетировать, расти и пр.

Учитывая все изложенное, мы можем характеризовать *Dactylis glomerata* как растение ксерофилизованное (ксеромезофит) и притом, так сказать, вечнозеленое, вегетирующее при благоприятных условиях круглый год, не имеющее, в противоположность многим другим ксерофилизованным травянистым растениям, например видам *Ferula* или *Cousinia*, обязательного, т. е. обусловленного внутренними факторами, периода покоя. Наблюдавшиеся в наших опытах перерывы или замедления вегетации определялись только неблагоприятными внешними условиями, зимними морозами и летней засухой. При улучшении внешних условий нормальный ход вегетации ежи восстанавливался сразу же и притом в любое время года.[1]

[1] Исследования, проведенные под Москвой (Серебряков, 1959), также показали, что *D. glomerata* не имеет в своем онтогенезе обязательного (органического) периода покоя.

Указанные экологические особенности *D. glomerata* обусловлены, конечно, происхождением, историей и условиями формирования данного вида. Но происхождение и эволюция ежи для нас не вполне ясны. Некоторые соображения по данному вопросу, представляющие известный интерес, высказаны Стеббинсом (Stebbins, 1956). Этот автор подчеркивает существование в пределах вида *D. glomerata* тетраплоидных ($2n=28$) и диплоидных ($2n=14$) форм. Тетраплоидные формы составляют, так сказать, основную массу вида и распространены почти по всей территории

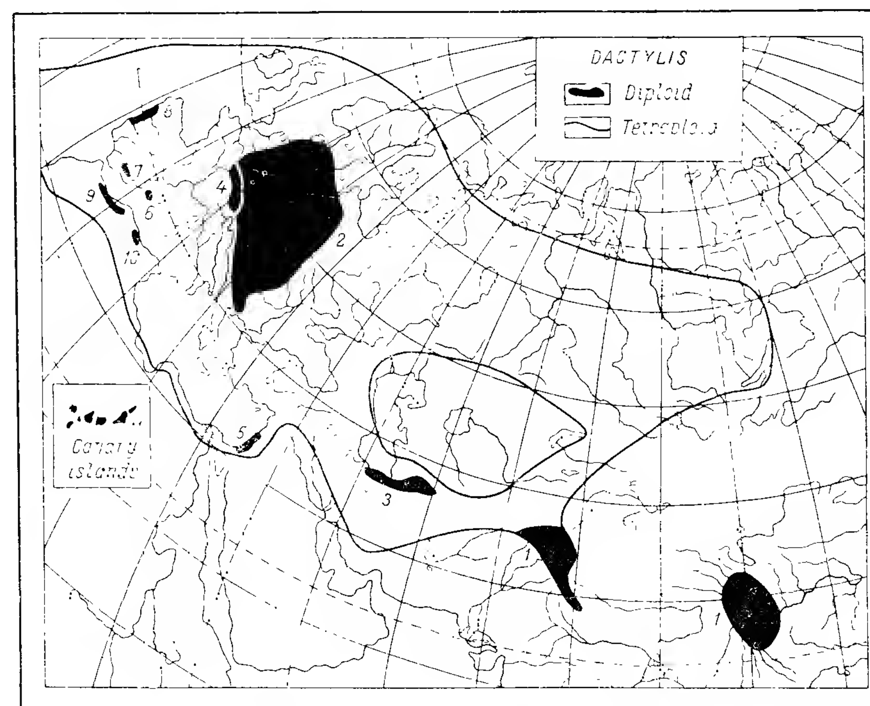


Рис. 2. Ареалы *Dactylis glomerata* L. (*сплошная линия*) и ее диплоидных «подвидов» (*черный фон*).

1 — subsp. *himalayensis*; *2* — subsp. *aschersoniana*; *3* — subsp. *woronowii*; *4* — subsp. *reichenbachii*; *5* — subsp. *judaica*; *6* — subsp. *ibizensis*; *7* — subsp. *juncinella*; *8* — subsp. *lusitanica*; *9* — subsp. *santai*; *10* — subsp. *mairei*; *11* — subsp. *smithii*. (Stebbins, 1956).

его ареала. Диплоидные формы, которых насчитывается всего 11, распространены локально и имеют каждая свой особый подчас весьма ограниченный ареал (рис. 2). По мнению Стеббинса, эти формы являются более древними. Они возникли еще в третичное время, причем занимали тогда значительно более обширные ареалы, чем в настоящее время. Полиплоидные формы возникли позднее, в плейстоцене, преимущественно на основе гибридизации различных диплоидных форм, ареалы которых в то время контактировали друг с другом. В дальнейшем полиплоиды заняли господствующее положение, в значительной мере вытеснив диплоидов. Причем широкому расселению полиплоидов немало способствовала деятельность человека.

В более поздней работе Стеббинса и Зохари (Stebbins a. Zohary, 1959) все одиннадцать диплоидных форм *D. glomerata* рассматриваются как особые подвиды; часть этих подвидов устанавливается авторами впервые. Названия подвидов следующие: 1) *D. glomerata* L. subsp. *himalayensis* Domin, 2) *D. glomerata* L. subsp. *aschersoniana* (Graebner) Thellung, 3) *D. glo-*

merata L. subsp. *woronowii* (Ovczin.) Stebbins et Zohary, 4) *D. glomerata* subsp. *reichenbachii* (Hausm.) Stebbins et Zohary, 5) *D. glomerata* subsp. *judaica* Stebbins et Zohary, 6) *D. glomerata* subsp. *ibizensis* Stebbins et Zohary, 7) *D. glomerata* subsp. *juncinella* (Bory) Boiss., 8) *D. glomerata* subsp. *lusitanica* Stebbins et Zohary, 9) *D. glomerata* subsp. *santai* Stebbins et Zohary, 10) *D. glomerata* subsp. *mairei* Stebbins et Zohary, 11) *D. glomerata* subsp. *smithii* (Link) Stebbins et Zohary. Все подвиды довольно подробно описаны в цитированной работе. Однако специфические отличия их (differentia specifica), как правило, не указаны, вследствие чего, читая диагнозы, в ряде случаев нельзя понять, чем же отличаются отдельные подвиды друг от друга.

Как указывают Стеббинс и Зохари, шесть из выделенных ими диплоидных подвидов, а именно — subsp. *woronowii*,[1] subsp. *judaica*, subsp. *juncinella*, subsp. *ibizensis*, subsp. *santai* и subsp. *mairei* могут быть отнесены к *D. glomerata* subsp. *hispanica* (Roth) Nym., так как умещаются в пределах изменчивости данного подвида, к которому, кроме того, относится не менее шести тетраплоидных форм (подвидов). *D. glomerata* subsp. *hispanica* (Roth) Nym. — давно установленный и довольно хорошо известный подвид, широко распространенный в районах, примыкающих к Средиземному морю. По мнению некоторых авторов-флористов, — это вовсе не подвид, а всего лишь разновидность (varietas). В частности, Мэр (Maire, 1955) указывает для Северной Африки несколько varietas *D. glomerata* в том числе var. *hispanica* (=*D. hispanica* Roth), которая встречается преимущественно в засушливых условиях, тогда как другая разновидность — var. *typica* характерна, наоборот, для влажных районов и местообитаний. Домин (Domin, 1943) считает subsp. *hispanica* именно подвидом, причем подразделяет его на 16 разновидностей. Стеббинсу и Зохари следовало бы как-то увязать свои диплоидные и тетраплоидные «подвиды», относимые ими к subsp. *hispanica* с 16 разновидностями данного подвида, принятыми Домином. Почему это не сделано и почему авторы подразделяют subsp. *hispanica* на подвиды (второго ранга?), а не на разновидности для нас непонятно. Но нам ясно другое, а именно, что шесть диплоидных subspecies Стеббинса и Зохари, которые, по их мнению, умещаются в пределах subspecies (вероятно всего лишь varietas) *hispanica*, представляют собой какие-то мелкие формы невыясненного таксономического значения; отличительные признаки этих форм требуют уточнения.

Наиболее обособленным из всех 11 диплоидных подвидов Стеббинса и Зохари является несомненно *D. glomerata* subsp. *smithii* (Link) Stebbins et Zohary (=*D. smithii* Link), что отмечают и сами авторы. Правда, Стеббинс (Stebbins, 1956) указывает, что на Пиренейском полуострове

[1] Номенклатурно, диплоидный подвид *D. glomerata* subsp. *woronowii* (Ovczin.) Stebbins et Zohary =*D. woronowii* Ovczin. (Флора СССР, II, 1934 : 752). Однако авторское описание подвида *D. glomerata* subsp. *woronowii* существенно отличается от авторского описания вида *D. woronowii*. Под этими двумя названиями описаны не одна и та же, а две разные формы, различающиеся как морфологически, так и географически. В частности, основной отличительный признак *D. woronowii* (колосковая чешуя на верхушке выемчатая с короткой остью, выходящей из выемки) вовсе не указан в описании *D. glomerata* subsp. *woronowii*. Тем не менее типом *D. glomerata* subsp. *woronowii* Стеббинс и Зохари считают тот самый гербарный экземпляр, который является типом *D. woronowii*.

По справедливому мнению Домина (Domin, 1943), все признаки, указанные в первоописании *D. woronowii* Ovczin. (1934), характерны для *D. glomerata* subsp. *hispanica* (Roth) Nym., который был впервые описан в 1797 г. и переведен в ранг подвида в 1882 г. Поэтому Домин не считает *D. woronowii* особым таксоном и относит это название к числу синонимов *D. glomerata* subsp. *hispanica*. Стеббинс и Зохари, видимо, полагают, что *D. glomerata* subsp. *woronowii* и *D. glomerata* subsp. *hispanica* — разные таксоны, но не указывают их отличительных признаков.

и в северной Африке встречаются тетраплоидные формы *D. glomerata*, по некоторым признакам сходные с *D. smithii*. Но несмотря на это, следует признать, что *D. smithii* и *D. glomerata* отличаются друг от друга достаточно резко.

D. smithii имеет длинные, ветвистые, часто распростертые (по данным Стеббинса и Зохари — двулетние) генеративные стебли и обитает только на Канарских островах, он является эндемом флоры Макаронезии.

D. glomerata — растение с неветвистыми, прямыми или приподнимающимися генеративными стеблями, собранными вместе с более или менее многочисленными листоносными стерильными побегами в густые дерновины; у среднеевропейской *D. glomerata* subsp. *aschersoniana* (Graebn.) Thell. (см. ниже) дерновины рыхловатые, иногда с короткими, до 10 см подземными побегами.[1]

Вместе с тем *D. glomerata*, в противоположность *D. smithii*, широко распространена в Сев. Африке, Европе и западной Азии (рис. 1) и, по-видимому, вовсе не встречается на Канарских островах.

D. smithii и *D. glomerata* следует рассматривать либо как два достаточно хорошо дифференцированных подвида, либо как два самостоятельных вида (линнеона), которыми и исчерпывается все видовое разнообразие рода *Dactylis*, так как других видов в роде нет. Однако в уже не раз цитированной монографии рода (Domin, 1943) приводится только *D. glomerata*, тогда как *D. smithii* вовсе не упоминается. Быть может, это связано с тем, что *D. smithii* относилась прежде некоторыми авторами к роду *Aeluropus*, достаточно близкому к роду *Dactylis* (*Aeluropus smithii* [Link] Steud. Nom. Bot., ed. 2, pars 1, 1840 : 30). Габитуально *D. smithii* похожа на *Aeluropus littoralis* (Gouan) Parl.

Из других диплоидных подвидов *D. glomerata*, описанных Стеббинсом и Зохари, заслуживают внимания два подвида — subsp. *aschersoniana* (Graebn.) Thell. (или subsp. *polygama* [Horvat.], как его называет Домин) и subsp. *himalayensis* Domin (=subsp. *sinensis* A. Camus, 1946), изучение которых, как нам кажется, может иметь существенное значение для решения вопроса о происхождении *D. glomerata*.

Эти два подвида, по-видимому, очень близки друг к другу, но довольно хорошо обособлены в пределах вида *D. glomerata*. Некоторые авторы считают subsp. *aschersoniana* не подвидом, а особым видом — *D. aschersoniana* Graebn. (Hultén, 1950; Tutin, 1950).

Subsp. *aschersoniana* — лесное растение средней Европы. Subsp. *himalayensis* — также, видимо, лесное растение, но с разорванным реликтовым ареалом, один участок которого расположен в западных Гималаях, а второй в юго-восточном Китае (рис. 2). Судя по распространению, оба подвида генетически связаны с мезофильно-лесной, третичной флорой Евразии. Эта связь особенно хорошо иллюстрируется тем, что один из участков ареала subsp. *himalayensis*, значительно удаленный от основного ареала *D. glomerata*, расположен в юго-восточной Азии, в главном,

[1] По данным Домина (Domin, 1943), две разновидности *D. glomerata* subsp. *hispanica*, а именно var. *hackelii* Ashers. et Graebn. (Португалия, Сев. Африка) и var. *sardoa* Domin (Сардиния), связанные, видимо, с приморскими песками или другими неустойчивыми, подвижными субстратами, не образуют густых дерновин; они имеют более или менее развитые, короткие, ползучие корневища (или, быть может, засыпанные песком нижние части стеблей, напоминающие корневища[?]). Об этих двух разновидностях Домин пишет: prorepentes (rhizomate, in arenosis maritimis ± elongato), тогда как другие разновидности subsp. *hispanica* характеризуются им как dense caespitosae. Вероятно, Стеббинс, говоря о формах переходных между *D. smithii* и *D. glomerata* (см. текст), имел в виду именно эти две разновидности или, быть может, только одну из них — var. *hackelii* (=var. *maritima* Hack.), более известную специалистам.

флористически самом богатом рефугиуме мезофильно-лесной третичной флоры.

Можно предполагать, что subsp. *aschersoniana* и subsp. *himalayensis* являются более древними и притом мезофильными подвидами, от которых произошли все остальные формы *D. glomerata*, в известной мере ксерофилизованные. В настоящее время ксерофилизованные формы господствуют на территории основного ареала вида. Различать эти формы достаточно трудно и, весьма вероятно, что все они должны быть объединены в один подвид; назовем его условно subsp. *euglomerata*. Если это предположение в дальнейшем подтвердится, то в пределах вида *D. glomerata* придется различать всего три подвида: два мезофильных (диплоидных) — subsp. *aschersoniana* и subsp. *himalayensis* и один ксерофилизованный (диплоидный и тетраплоидный) — subsp. *euglomerata*.[1]

Интересно отметить, что subsp. *euglomerata* (во всяком случае многие его формы) несомненно обладает теневыносливостью и притом весьма значительной; об этом свидетельствует целый ряд авторов (см., например, Шафер, 1956 : 41). Теневыносливость subsp. *euglomerata* следует рассматривать как доказательство мезофильного, лесного прошлого данного подвида, который стал ксерофилизованным лишь в более поздний период своей истории.

Как видно из сказанного выше, Стеббинс и Зохари присвоили ранг подвида (subspecies) совершенно разным диплоидным формам *Dactylis*, далеко неравноценным, неравнозначным друг другу по их эколого-морфологической и географической обособленности. Такая «уравниловка» связана, конечно, с тем, что первостепенное значение в эволюции, как и в систематике *Dactylis*, Стеббинс и Зохари придают хромосомам, в частности увеличению их числа, т. е. полиплоидии. В соответствии с этим, Стеббинс считает диплоидные «подвиды» *D. glomerata* более древними, а тетраплоидные более молодыми, возникшими на основе спонтанной гибридизации диплоидов.[2] На этих высказываниях Стеббинса мы уже останавливались (см. выше).

По-видимому, многие диплоидные «подвиды» *D. glomerata* не отличаются достаточно четко от тетраплоидных по внешним морфологическим признакам. Стеббинс и Зохари (Stebbins a. Zohary, 1959 : 26) указывают, что единственным (only) абсолютным критерием для различения диплоидов и тетраплоидов *D. glomerata* является число хромозом. Отсюда можно сделать вывод, что эволюция в роде *Dactylis* заключалась только или преимущественно в увеличении числа хромозом, которое не сопровождалось существенными изменениями внешне морфологических (а также и экологических?) особенностей растений. Этого последнего вывода в работах Стеббинса и Зохари нет. Однако данные и соображения этих авторов, частично изложенные выше, позволяют сделать именно такой вывод.

---

[1] Этот подвид, в предполагаемом нами широком его понимании, наиболее известен. Он широко используется в качестве кормового растения как в природных популяциях, так и в культуре и был объектом многочисленных исследований (особенно генетических). Основная масса данных по *Dactylis glomerata* L., имеющихся в литературе, а также и те материалы, которые приведены нами в начале статьи, фактически относятся именно к subsp. *euglomerata*.

Второй из трех подвидов — subsp. *aschersoniana* (=*D. aschersoniana*) довольно хорошо известен специалистам. Его обычно отличают от *D. glomerata* s. str., т. е. от *D. glomerata* subsp. *euglomerata* в нашем понимании. Но исследователи, как и практики сельского хозяйства, не уделяют subsp. *aschersoniana* достаточного внимания. В культуру он, по-видимому, не введен.

Наконец, третий подвид — subsp. *himalayensis* установлен сравнительно недавно, мало кому известен и в связи с этим очень слабо изучен.

[2] По данным других авторов (Müntzig, 1936; Brix u. Quadt, 1953; Hertsch, 1959, и др.), возникновение тетраплоидных форм *D. glomerata* из диплоидных не было связано с гибридизацией последних.

С такой трактовкой эволюции согласиться, конечно, никак нельзя. Мы полагаем, что эволюция растений — процесс прежде всего приспособительный, адаптивный, что ведущее значение в данном процессе имеют именно адаптивные изменения растений. Вместе с тем мы приходим к выводу, что адаптивная эволюция в роде *Dactylis* не имела, в сущности, никакой связи с полиплоидией.

В самом деле, род *Dactylis* объединяет два вида — макаронезийский *D. smithii* и африканско-евразиатский *D. glomerata*, которые обособились, видимо, уже давно. Об этом свидетельствует в известной мере географическая разобщенность видов. Но главное в том, что эти виды достаточно четко отличаются друг от друга по некоторым весьма существенным эколого-морфологическим особенностям. Они принадлежат к двум разным эколого-морфологическим типам многолетних злаков. *D. smithii* относится к типу с ветвистыми ползучими генеративными стеблями, а *D. glomerata* — к плотнодерновинному типу.

В общем, своеобразие видов *D. smithii* и *D. glomerata* достаточно велико и вряд ли может вызвать какие-либо сомнения. Однако *D. smithii* — диплоид, тогда как *D. glomerata* объединяет как диплоидные, так и тетраплоидные формы. К тому же, наряду с диплоидными ($2n=14$) и тетраплоидными ($2n=28$) формами существуют формы *D. glomerata*, встречающиеся правда довольно редко, у которых $2n=26$, 27, 29, 30 или 42 хромозомам (Hertsch, 1959; Nur a. Zohary, 1959б). Совершенно ясно, что обособление видов *D. smithii* и *D. glomerata* не было связано с полиплоидией, как и вообще с какими-либо изменениями числа хромозом.

Как указывалось выше, два подвида *D. glomerata* — subsp. *aschersoniana* и subsp. *himalayensis* генетически связаны с влаголюбивой, лесной, третичной флорой и, по-видимому, являются мезофитами. От них (вероятно, от subsp. *aschersoniana*) произошли все остальные, ксерофилизованные формы *D. glomerata*, которые объединяются нами (пока условно) в один подвид — subsp. *euglomerata*. Но оба мезофильных подвида — subsp. *aschersoniana* и subsp. *himalayensis* — диплоиды, тогда как ксерофилизованный подвид — subsp. *euglomerata*, являющийся, видимо, «потомком» этих мезофитов, объединяет как диплоидные, так и тетраплоидные формы (а также, формы, у которых $2n=26$, 27, 29, 30 или 42 хромозомам — см. выше). При этом, некоторые диплоидные «подвиды» — subsp. *euglomerata*, в частности subsp. *mairei*, subsp. *ibizensis*, subsp. *santai* и другие — обитают в природе в засушливых условиях и по степени ксерофилизованности, по-видимому, не уступают тетраплоидным формам.[1]

Все только что упомянутые диплоидные «подвиды» (а также subsp. *judaica*) принадлежат к средиземноморской var. *hispanica* (см. выше), которая, по данным целого ряда авторов, вообще характерна для аридных районов и местообитаний.

Но если все это так, если диплоидные формы более или менее сходны с тетраплоидными по степени засухоустойчивости, то, следовательно, никакой связи между засухоустойчивостью и числом хромозом в данном случае нет. Следовательно, становление засухоустойчивости диплоидных и тетраплоидных форм (объединяемых нами в один подвид — subsp. *eu-*

---

[1] По данным Нура и Зохари, диплоидная subsp. *judaica* обитает в Палестине в менее засушливых условиях, чем тетраплоидная форма (см. выше). Но это обстоятельство вовсе не свидетельствует о меньшей засухоустойчивости данного диплоида. Ведь те северные лугово-лесные формы ежи (вероятно, тетраплоидные), которые были использованы в нашем опыте под Ташкентом, растут у себя на родине в еще лучших условиях увлажнения, чем subsp. *judaica* в Палестине. Тем не менее эти северные формы ежи оказались столь же засухоустойчивыми, как аборигенные формы аридных районов юга Средней Азии.

glomerata — в прошлом мезофильный) не было связано с увеличением числа хромозом.

Итак, два крупные события в истории рода *Dactylis*, а именно — обособление видов *D. smithii* и *D. glomerata* и становление ксерофилизованного подвида *D. glomerata* subsp. *euglomerata*, — не были связаны с полиплоидией. Это обстоятельство еще не дает нам права вообще отрицать значение полиплоидии и других изменений хромозом в эволюции растений. Но после всего сказанного выше в связи с работами Стеббинса и Зохари мы вынуждены отнестись к теории видообразования на основе изменений хромозом с большой настороженностью и даже с известным скептицизмом.

В настоящее время ксерофилизованный подвид *D. glomerata* subsp. *euglomerata* (в нашем широком его понимании) распространен почти по всей территории основного ареала вида. Он населяет не только южную, аридную, но и северную гумидную зону этой обширной территории (не исключая и той ее части, в которой распространена subsp. *aschersoniana*; см. рис. 2). Но в прошлом subsp. *euglomerata* имел, конечно, более ограниченный ареал. Он был распространен, вероятно, только на юге, в аридной средиземноморской зоне, где и сформировался первоначально (т. е. стал ксерофилизованным) в процессе приспособления к засушливым условиям этой зоны. В дальнейшем, данный подвид постепенно расселился на север, в гумидную зону, в пределах которой лежит бóльшая часть его современного ареала. В условиях этой зоны, засухоустойчивость, по-существу, утратила свое положительное значение для растения и должна рассматриваться как остаточное, рудиментарное приспособление.

Совершенно очевидно, что если изучать экологию subsp. *euglomerata* где-либо в гумидной зоне, в условиях постоянно-достаточной влагообеспеченности, то вряд ли придет в голову, что данное растение обладает засухоустойчивостью, что его нужно исследовать именно в этом отношении. Засухоустойчивость subsp. *euglomerata* выявилась только тогда, когда этот подвид был исследован в засушливых местообитаниях аридной зоны, т. е. в условиях достаточно сходных с условиями его формирования.

Отсюда следует, что приступая к изучению экологии какого-либо таксона (вида, подвида, сорта), нужно прежде всего: 1) выяснить его происхождение и условия формирования, 2) на фоне именно этих условий изучить его основные экологические особенности. Если не придерживаться этого методического правила, то познать комплекс приспособительных признаков данного таксона с достаточной полнотой в ряде случаев совершенно невозможно. Те или иные, подчас очень важные особенности экологии таксона могут остаться невыявленными.

Все это имеет первостепенное значение и должно всегда учитываться при изучении растений интродуцированных, в особенности если условия района интродукции (где ведется изучение) резко отличаются от условий их родины. Ведь в таком районе утратят свое положительное значение многие приспособления интродуцированных растений, весьма полезные им на их родине, в обычных оптимальных для них условиях внешней среды. Выявить все эти приспособления, становящиеся рудиментарными в районе интродукции, можно, очевидно, только на основе сформулированного выше методического правила.

Сказанное можно пояснить следующим примером.

Как известно, на юге СССР — в основном в Средней Азии и в Закавказье — широко культивируются и в связи с этим всесторонне изучаются

некоторые виды хлопчатника — главным образом *Gossypium hirsutum* L. Но родина *G. hirsutum*, как и вообще всех видов рода *Gossypium*, находится в тропической зоне, условия которой резко отличаются от условий хлопководческих районов нашего Союза. В связи с этим, изучая хлопчатник в зоне отечественного хлопководства и притом только в открытом грунте, т. е. в условиях далеко не тропических, мы, в сущности, не сможем познать экологию данного растения с достаточной полнотой. При таком изучении останутся нерасшифрованными или даже вообще неизвестными многие приспособления хлопчатника, выработавшиеся у него в тропической зоне.

В районах отечественного хлопководства хлопчатник нужно изучать не только в открытом грунте, но и в специальных камерах с искусственно созданным тропическим климатом, т. е. в условиях максимально сходных с имеющимися на родине хлопчатника. Весьма важным этапом исследования должно явиться сравнение результатов опытов и наблюдений в открытом грунте (т. е. в условиях жаркого, но далеко не тропического климата) и в камере с тропическим климатом. Только такое сравнение и даст возможность глубоко познать природу, экологию хлопчатника. Кроме того, оно позволит лучше изучить сущность и направление постепенных изменений природы хлопчатника при его продвижении в культуре из тропиков в умеренную зону.

Результаты таких исследований могут иметь очень важное значение. Ведь основная задача селекции хлопчатника в зоне отечественного хлопководства заключается в ликвидации у этого растения пережитков тропического прошлого. Но прежде чем ликвидировать эти пережитки их нужно досконально изучить. Это можно сделать, но только тем путем, который намечен нами выше.

Все сказанное о необходимости учета происхождения и условий формирования растений для более глубокого познания их экологии, об изучении на этой основе природы хлопчатника и т. д. отображает, по-существу, лишь одну из возможностей, один из путей конкретного применения исторического метода в экологических исследованиях. Необходимость использования всех этих возможностей, т. е. самого широкого внедрения исторического метода в экологию растений, не вызывает сомнений. Это положение обосновывалось нами в ранее опубликованных работах (Григорьев, 1955, 1957, 1959) и получило некоторые дополнительные подтверждения в настоящем исследовании.

Но по нашему глубокому убеждению, исторический метод должен иметь ведущее значение не только в экологии растений, но и во всех других разделах современной биологии. Это убеждение, в сущности, не нуждается в пространных обоснованиях. Сто лет тому назад великий Дарвин установил, во-первых, реальность процесса органической эволюции и, во-вторых, всеобъемлющий характер данного процесса, охватывающего все признаки и свойства всех организмов. Отсюда следует, что единственным предметом исследования биологии был и остается процесс органической эволюции, что все до одного биологи фактически изучают (и изучали в прошлом) лишь те или иные закономерности, отдельные стороны или звенья этого всеобъемлющего процесса. Но если все это так, то совершенно очевидно, что руководящим методом всей современной биологии, всех без исключения разделов этой науки, может и должен быть только исторический метод.

ЛИТЕРАТУРА

Воробьев П. М. (1931). Ежа сборная — *Dactylis glomerata* L. — Головченко С. Г. (1953). Травы для севооборотов и улучшения пастбищ Узбекистана. — Григорьев Ю. С. (1955). Сравнительно-экологическое исследование

ксерофилизации высших растений. — Григорьев Ю. С. (1957). Сравнительно-экологическое исследование *Aflatunia ulmifolia* и двух видов *Amygdalus*. Изв. отд. естеств. наук АН Тадж. ССР, 20. — Григорьев Ю. С. (1959). О методе экологических исследований в связи с проблемой органической целесообразности. Бот. журн., 11. — Гусейнов А. З. (1955). Опыт возделывания ежи сборной на богаре в Ширванской степи Азербайджанской ССР. Тр. Азербайдж. гос. заочн. пед. инст., 2. — Малкина-Крупникова Т. А. (1951). Сравнительно-физиологические особенности луговых ксерофитов и мезофитов. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. IV, Экспериментальная ботаника. 8. — Мякотина Е. А. (1952). Опыты по культуре кормовых трав на богаре в Таджикистане. Матер. I Всес. совещ. бот. и селекц. в 1950 г., 2. — Серебряков И. Г. (1959). Период покоя у некоторых травянистых и древесных растений Подмосковья. Уч. зап. Московск. гор. пед. инст. им. В. П. Потемкина. 100. — Шафер В. (1956). Основы общей географии растений. — Шенников А. П. (1941). Луговедение. — Beddows A. R. (1959). *Dactylis glomerata* L. Biological Flora of the British isles. Journ. of Ecology. 47. 1. — Boyko H. a. N. Tadmor. (1954). An arid ecotype of *Dactylis glomerata* (orchard grass) found in the Negew (Israel). Bull. of the Research Council of Israel, 4, 3. — Brix K. u. F. Quadt. (1953). Experimentell-genetische Untersuchungen über die Natur einer natürlichen Polyploiden (*Dactylis glomerata*). Zeitschr. für Pflanzenzücht., 32, 4. — Camus A. (1946). Sous-espèce asiatique nouvelle du *Dactylis glomerata* L. Notulae systematicae, Paris. 12, 3—4. — Domin K. (1943). Monografická studie o rodu *Dactylis*. Acta Bot. Bohemica, XIV. — Hertsch W. (1959). Knaulgrass, *Dactylis glomerata* L. Handbuch der Pflanzenzüchtung. 30, 2, Auflage. — Hultén E. (1950). Atlas of the distribution of vascular plants in N. W. Europe. — Löwe A. a. D. Löwe. (1956). Cytotaxonomical Conspectus of the Iceland flora. Acta Horti Gotoburgensis, 20. 4. — Maire R. (1955). Flore de l'Afrique du Nord, III. — Müntzig A. (1936). The evolutionary significance of autoploidie. Hereditas, 21. — Müntzig A. (1937). The effect of chromosomal variation in *Dactylis*. Hereditas, 23. — Myers W. M. (1948). Studies of the origin of *Dactylis glomerata*. Genetics, 33. — Nur U. a. D. Zohary. (1959a). Distribution patterns of diploid and tetraploid forms of *Dactylis glomerata* in Israel. Bull. of the Research Council of Israel, 7D, 1. — Nur U. a. D. Zohary. (1959б). Natural triploids in the orchard grass, *Dactylis glomerata* L., polyploid complex and their significance for gene flow from diploid to tetraploid levels. Evolution, XIII, 3. — Stebbins G. L. (1956). Cytogenetics and evolution of the grass family. Amer. Journ. of Bot., 43, 10. — Stebbins G. L. a. D. Zohary. (1959). Cytogenetic and evolutionary studies of the genus *Dactylis*. I. The morphology, distribution and interrelationships of the diploid subspecies. Univers. of California publications in Botany. 31, 1. — Stefanson S. (1948). Flóra Íslands. III. Útgafu. — Tutin T. G. (1950). A note on species pairs in the *Gramineae*. Watsonia, 1, 4. — Zade A. (1920). Das Knaulgrass (*Dactylis glomerata* L.). Arbeiten der Deutsch. Landwirtschafts-Gesellschaft, 305.

Институт ботаники
Академии наук Узбекской ССР,
г. Ташкент.

NEW DATA ON THE ECOLOGY OF THE ORCHARD-GRASS (*DACTYLIS GLOMERATA* L.) (*ON THE HISTORICAL APPROACH TO BIOLOGY AS RELATED TO THE PROBLEM OF POLYPLOIDY*)

By Yu. S. Grigorjev

SUMMARY

According to the author's view the genus *Dactylis* comprises two species. One of these species is a very widely known *Dactylis glomerata* L., widespread both in natural populations and in culture in Europe, Western Siberia, Middle Asia and Ant-Asia, as well as in North Africa and extensively used as a forage plant. The second species, D. *smithii* Link. occurs only in the Canary Islands and differs rather distinctly from *D. glomerata* in some ecologo-morphological characters.

Within the species *D. glomerata* three subspecies may be distinguished. Two of these subspecies, viz. subsp. *aschersoniana* occurring in the woods of Central Europe and subsp. *himalayensis* distributed in the Western Himalayas and South-Eastern China, apparently, are mesophytes. The third subspecies, subsp. *euglomerata*, is widely distributed almost all over the area of the species and is undoubtedly drought resistant.

Neither the formation of the drought-resistant subspecies *euglomerata* nor the separation of the species *D. glomerata* and *D. smithii* were due to polyploidy. Apparently polyploidy did not play any significant role in the evolution of the genus *Dactylis*.

ТОМ 47 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1962, № 1

Ю. Г. Тринклер

ОСНОВНЫЕ ТИПЫ РАЗВИТИЯ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

С 1 рисунком

(Получено 15 V 1961)

Благодаря многообразию форм и видов растений, а также условий их существования особенности и ход их индивидуального развития существенно различаются. В связи с этим возникли различные теории развития растений. Основными, противостоящими друг другу теориями являются две: теория стадийного развития растений Т. Д. Лысенко (1936, 1952) и теория циклического старения и омоложения растений Н. П. Кренке (1940). Вполне естественным являлось стремление различных ученых найти общую идею, которая объединила бы основные факты, послужившие основой этих теорий, т. е. стремление создать общебиологическую теорию развития растений.

Однако эти попытки наталкивались на большие трудности, связанные прежде всего с различиями типов развития моно- и поликарпических растений. Теория стадийного развития, разработанная применительно к монокарпическим растениям, не объясняла сущность части жизненного цикла поликарпических растений — их развития после первого плодоношения.

Однако постепенно накапливались факты и гипотезы, объясняющие развитие и поликарпических растений. Наиболее общей закономерностью развития всех поликарпических растений, впервые отмеченной И. В. Мичуриным (1948) и затем более обстоятельно охарактеризованной другими советскими учеными (Кожин, 1946; Работнов, 1950; Сергеев, 1950; Яблоков, 1952; Скрипчинский, 1956; Шитт, 1958; Машкин, 1959, и др.), является наличие двух различных циклов развития: большого цикла (от образования и прорастания семян до естественной смерти растения) и малых циклов (ежегодное развитие отдельных побегов). Но возникновение и этих представлений не помешало появлению противоположных взглядов о развитии древесных форм. Этому способствовало и то, что продолжалось сравнение типов развития крайних форм (однолетние и деревья). Ряд исследователей пытались перенести закономерности развития монокарпических растений (стадийное развитие) на большой цикл развития древесных форм. Так, А. П. Родионов (1950) считает, что у персика и песчаной вишни во время стратификации проходит стадия яровизации. Сходных воззрений придерживаются И. М. Филлипенко (1958) и др.

Применительно к малым циклам древесных форм уже давно было предложено различать «фазы развития» (Спиваковский, 1939; Фетисов, 1941). Л. И. Сергееву (1950) удалось показать, что цветочные почки персика для нормального развития нуждаются в пониженных температурах. Близких воззрений придерживается А. Е. Кожин (1946). В. З. Гули-

сашвили (1954) уже прямо говорит о прохождении побегами темновой и световой стадий в составе малого цикла. Следовательно, данная группа ученых сближает развитие на протяжении малого цикла со стадийным развитием монокарпических растений. Исходя только из упомянутых работ, трудно отдать предпочтение одной из сторон.

К настоящему времени ботаникой накоплено уже достаточно фактов, позволяющих высказать некоторые новые соображения. Прежде всего вполне назрел вопрос о двух процессах развития. Генеративное,[1] т. е. стадийное развитие, согласно А. А. Авакяну (1960 : 168), «у семенных растений завершается процессами, которые непосредственно обусловливают формирование... зачатков размножения». По его представлениям, после завершения генеративного развития у поликарпических растений продолжается жизнь, в результате чего организм стареет и в конце концов отмирает. Такое же высказывание находим и в работе Н. И. Володарского (1960), который различает две категории онтогенетических явлений: стадийные и возрастные процессы, причем последние «протекают в организме не только после завершения стадийных изменений, но и в период их осуществления». В работах многих других ученых также подразумеваются эти две категории онтогенетических изменений. Таким образом, наличие этих двух процессов можно считать общепринятым. Наши неопубликованные опыты показывают, что если картофель с момента прорастания из семени выращивать все время на коротком 10-часовом дне, то, хотя нормальное прохождение стадий развития будет нарушено, возрастные изменения (старение) будут иметь место, особенно при повторном черенковании верхушек стеблей. Следовательно, если стадийное развитие приводит к образованию цветков и семян, то конечным результатом возрастного развития является старение и смерть.

Весьма существенно решить вопрос — при прохождении какого цикла (большого или малого) имеют место стадийные и возрастные процессы? Совершенно ясно, что стадийные процессы, отражающие годовую сезонность, являются главенствующими у монокарпических растений. Значительно сложнее вопрос этот в отношении многолетних древесных форм. Нельзя согласиться с приравниванием стадийных процессов к изменениям, совершающимся в продолжение большого цикла развития. Еще Гулисашвили (1954) высказал мысль, что развитие по большому циклу вовсе не отражает приспособления древесных пород к ритму годичного цикла климата. Поэтому понятно, что изменения на протяжении большого цикла происходят не ежегодно, а только один раз. Если бы изменения при прохождении большого цикла отражали климатические изменения, то должны были бы наблюдаться циклические колебания климата, охватывающие период больше года, причем, в соответствии с продолжительностью больших циклов разных растений длительность таких климатических циклов была бы различной. Но этого в природе нет.

Кроме того, известно много фактов, когда у многолетних растений вступление в пору плодоношения резко ускоряется (см., например, работы И. А. Коломийца, 1954, и др.) Еще более интересны случаи неотении, которые приводит М. Х. Чайлахян (1937 : 163). Поразительный случай описывает Г. Молиш (1933 : 287) — формирование соцветия у прорастающего кокосового ореха, имевшего всего лишь три простых двулопастных листа. Эти факты показывают, что вступление многолетних растений в пору плодоношения есть явление не такого же порядка, как завершение стадийных изменений у однолетних растений. Такую же мысль высказал Чайлахян (1958 : 62). Это подтверждается также фактами зацветания клевера (Разумов, 1954) и периллы (Корнилов, 1951) при неблагоприятных условиях, хотя и со значительным опозданием. Полученные в последние годы многочисленные данные о зацветании растений под влиянием обработки гиббереллином объясняются усилением ростовых процессов (Разумов, 1960).

[1] Мы пользуемся здесь терминологией, предложенной П. И. Гупало (1959).

Несмотря на эти факты, Гулисашвили (1954) все же пишет о стадиях развития в большом цикле. В. В. Скрипчинский (1956 : 72) отмечает два типа развития: 1) циклически повторяющиеся и 2) этапы, никогда не повторяющиеся. Под первыми можно понимать малые циклы, а под вторыми — большие циклы развития. Скрипчинский считает, что у однолетних монокарпических растений имеют место только процессы развития второго рода. Следовательно, он приравнивает развитие однолетних растений к большому циклу развития поликарпических растений, с чем, по нашему мнению, согласиться нельзя. На наш взгляд, большой цикл охватывает возрастные процессы и подразделяется на этапы эмбриональный, юношеский, возмужалости и старости. Малые циклы охватывают стадийные процессы, приспособленные к сезонным изменениям в течение года. К такому же выводу приходят Л. И. Сергеев и К. А. Сергеева (1959) и др. У однолетних растений малый цикл хронологически полностью совпадает с большим циклом развития. Еще одно доказательство обоснованности такого предположения станет понятным после рассмотрения классификации типов развития (см. ниже).

В силу многообразия форм растений взаимосвязь большого и малого циклов развития может принимать различные конкретные формы. Для выявления основной закономерности такой связи большое значение имело установление промежуточного типа развития, свойственного картофелю (Тринклер, 1960).

Одним из ведущих условий развития растений является температура, особенно в связи с неблагоприятными зимними условиями, приводящими к перерыву в вегетации. Поэтому, в составленной нами схеме типов развития растений (см. рисунок) горизонтальными линиями показаны зимние периоды, разграничивающие отдельные вегетационные периоды (малые циклы). Однако температурные условия взять за основу при классификации не совсем удобно, так как в этом случае все типы развития разделились бы всего на две группы (яровые и озимые), в пределах которых было бы слишком большое разнообразие подтипов развития. Поэтому удобнее строить классификацию типов развития растений по их морфологическим особенностям. Это согласуется с данными Ф. М. Куперман (1959), показавшей теснейшую связь процессов стадийного развития и морфогенеза. На большое значение морфологических особенностей для характеристики типов развития указывает также следующий, отмеченный Авакяном (1960) факт: органы, в которых проходят заключительные стадии развития (соцветия, цветки и плоды), изолируются от растения и тем самым на растении не остается стадийно развитых и возрастно старых органов. Наиболее удобным морфологическим признаком для классификации типов развития мы считаем расположение почек возобновления.

Приводимая нами схема представляет собой попытку классификации различных типов развития покрытосеменных растений.

Первый тип развития (тип деревьев) свойствен древесным формам (см. рисунок, *I*). В этом случае каждый последующий годичный побег продолжает развитие предыдущего побега путем нарастания. Конечно, здесь возможны различные подразделения. Так, деревья, образующие ивановы побеги, за один год проходят два малых цикла развития. У некоторых тропических деревьев в течение года наблюдается несколько периодов роста и покоя, так что здесь понятие «годичный побег» теряет свою определенность.

Второй тип развития (тип кустарников) наблюдается также у деревьев при появлении пневой поросли. В этом случае большой цикл начинается почти заново (но не совсем заново; см.: Казарян, 1955). Нормально развитие по этому типу происходит у кустарников. Второй тип развития характеризуется тем, что, хотя все части растения остаются соединенными между собой, большой цикл подразделяется на ряд частей — на циклы развития отдельных стволов кустарников (см. рисунок, *II*).

Третий тип развития (тип многолетних трав) — переходный и поэтому наиболее сложный. Он свойствен поликарпическим травянистым растениям. В принципе он сходен со вторым типом развития. Здесь также большой цикл подразделяется на ряд частей — циклы монокарпических побегов, которые могут быть моно-, ди- и полициклическими (Серебряков, 1952). Принципиальным отличием третьего типа развития от предыдущего является то, что рано или поздно связь между монокарпическими побегами теряется и растение превращается из особи в клон (см. рисунок, *III*). Эта особенность может быть выражена в различной степени — от начальной (луговые злаки, развитие которых изучал, в частности, Котт, 1953) до высшей степени (картофель), когда связь между моноциклическими, монокарпическими побегами ежегодно обязательно теряется. Данный тип развития еще может подразделяться по типу ветвления. Если вполне понятно развитие при симподиальном ветвлении, то пока не имеют объяснения случаи, когда ветвление является моноподиальным и, следовательно, главный побег никогда не зацветает. И. Н. Грязнов (1954, 1959) изучал развитие клевера, но и он не объяснил эту особенность.

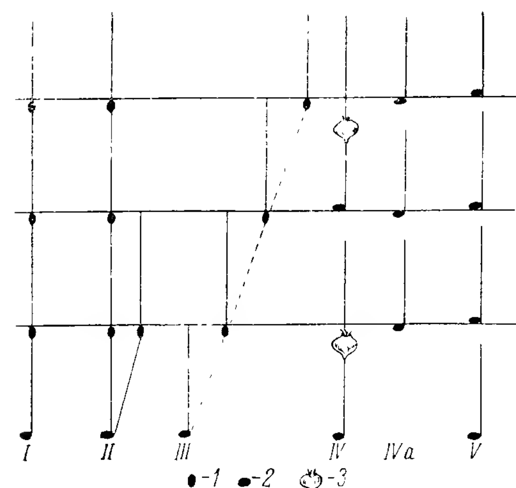


Схема основных типов развития покрытосеменных растений.

I — деревья; *II* — кустарники; *III* — многолетние травянистые поликарпики; *IV* — двулетние растения с корнеплодами; *IVa* — озимые растения; *V* — яровые растения — однолетники. *1* — зимующая почка; *2* — семя; *3* — корнеплод. *Горизонтальные линии* — зимние периоды; *промежутки между линиями* — вегетационные периоды (малые циклы развития). Подробнее см. в тексте.

Переходный характер третьего типа развития заставляет критически отнестись к употреблению термина «онтогенез», т. е. развитие особи. Если не вызывает сомнений выражение «онтогенез дерева или однолетнего растения», то употребление этого термина по отношению к картофелю или пырею требует осторожности. Г. Г. Левин (1959) предостерегает от смешивания понятий «онтогенез» и «цикл развития» и отмечает недопустимость отождествления их, например, для папоротников. Жизненный цикл их складывается из онтогенеза заростка и онтогенеза спорофита. Точно так же и у картофеля нельзя весь большой цикл признать одним онтогенезом, так как каждый годичный побег представляет собой полностью изолированную особь и, как считает А. Т. Мокроносов (1960), клубень почти равноценен семени. Следовательно, приходится считать, что жизненный (большой) цикл развития картофеля состоит из многих онтогенезов, составляющих малые циклы. Очевидно, это рассуждение должно относиться и к луговым злакам, у которых изоляция монокарпических побегов происходит не сразу.

У растений следующих типов развития связь отдельных монокарпических побегов утрачивается полностью и каждый побег (не считая боковых побегов кущения) начинает свое развитие из семян.

К IV типу (тип двулетников) относятся двулетние корнеплодные растения и озимые травы (см. рисунок *IV* и *IVa*). Общим для них является то, что для полного развития они требуют одной перезимовки. Но если для двулетников требуется два вегетационных периода, причем в первый год происходит накопление запаса питательных веществ, то развитие озимых в первый вегетационный сезон приходится лишь на короткий осенний период.

Переходными от предыдущей группы к двулетникам можно считать луковичные растения. Жизненный цикл некоторых луковичных подобно картофелю состоит из многих однолетних онтогенезов. В некоторых случаях возможна двулетняя культура лука.

К V типу (тип однолетников) относятся яровые однолетние растения (см. рисунок, *V*). Перезимовывают они в виде семян. У них большой цикл развития состоит всего из одного малого цикла, т. е. они совпадают (по Скрипчинскому — «идут параллельно»).

Предлагаемая схема типов развития высших растений представляет интерес в том отношении, что она отражает эволюцию покрытосеменных растений по представлениям А. Л. Тахтаджяна (1954). Мысль о необходимости филогенетического подхода к рассмотрению типов развития растений высказывали уже Гулисашвили (1954) и П. А. Генкель (1959). Действительно, в рассмотренной схеме на первом месте стоит тип развития наиболее древних покрытосеменных растений и дальнейшие усложнения соответствуют ходу филогенеза. Это позволяет объяснить некоторую натяжку в предлагаемой схеме. Дело в том, что, согласно схеме, малые циклы развития деревьев приравниваются малым циклам (т. е. полным жизненным циклам) однолетних растений. Несомненно, что между этими двумя процессами нельзя поставить знак равенства, что отмечалось и другими исследователями. Однако, согласно схеме, общность их следует понимать филогенетически. Эволюция древесных форм происходила большей частью в теплом климате. В результате, у них не произошло приспособления к годовой сезонности. Поэтому переход деревьев к репродукции обусловливается в большей степени ростовыми процессами и запасом питательных веществ. Примером изучения причин этих процессов являются работы Н. А. Любинского (1957) и И. А. Грудзинской (1959). Этим же объясняется наличие у большинства деревьев периодичности плодоношения. При эволюции травянистой растительности происходило приспособление к годовой сезонности (к зиме, засухе). Поэтому в малых циклах монокарпических растений мы и видим так резко выраженную стадийность развития, чего нет у древесных форм. Следовательно, закономерности стадийного развития являются высшим этапом в приспособительной эволюции покрытосеменных растений.

В предлагаемой схеме существенное место занимает проблема омоложения. В многочисленных работах признается возможность коренного омоложения не только при половом размножении, но и вегетативного омоложения при образовании органов естественного вегетативного размножения, а также при возникновении адвентивных почек. Однако, вероятно, эта способность в некоторой степени присуща и древесным формам, о чем свидетельствуют наблюдения П. С. Гельфандбейна (1948) о высокой пластичности нижней микрозоны годичных побегов. Интересные факты разнолистности в нижней части годичного побега приводят М. М. Вересин (1953) для дуба и Ф. Л. Щепотьев (1955) для грецкого ореха. Вересин это явление рассматривает как отражение филогенеза в онтогенезе отдельного побега. Несомненно, что степень омоложения

у годичных побегов деревьев значительно меньше, чем у органов вегетативного размножения и семян. Но это опять-таки соответствует общему направлению эволюции покрытосеменных.

По вопросу о сущности омоложения выдвигается ряд гипотез. Авакян (1960) считает, что омоложение может быть только при новообразовании клеток из неклеточного вещества. Генкель (1959) указывает, что обновление клеток может происходить и внутри материнской клетки путем новообразования клеточных структур. Наконец, имеет большое значение бурный приток пластических веществ к новообразующимся органам. Все эти три процесса, несомненно, приводят к интенсификации обмена веществ, что и составляет, очевидно, сущность омоложения. Н. М. Сисакян (1954 : 195) определяет с точки зрения биохимии расшатанную наследственность, «как нарушение в слаженности обмена веществ, по своей форме или степени еще не приводящее к патологическим проявлениям в обмене веществ, который еще может быть слажен на новой основе». Поскольку у молодых организмов наследственность наиболее пластична, можно считать, что и омоложение сводится к такому увеличению противоречивости процессов обмена веществ, однако еще не приводящему к патологическим проявлениям. Этот вывод позволяет объяснить такие факты, как вырождение сеянцев картофеля в первый год (Нурмисте, 1956) и образование цветущих побегов из почек каллюса (Синюхин, 1953). В данных случаях в результате отдаленной гибридизации или образования каллюса могли возникнуть настолько сильные нарушения в слаженности обмена веществ, что они и привели к патологическим явлениям. При нормальном омоложении обычно этого не бывает.

С омоложением тесно связан противоположный процесс — старение. Намп (Тринклер, 1960) было показано старение, происходящее в меристеме картофеля. Однако известен ряд фактов, когда верхушечная почка может продолжать свой рост неограниченно долго. Такие опыты были проведены Клебсом (1905) с дубровкой, живучкой и другими растениями. Наши неопубликованные опыты с бегонией показали, что и у этого вида возможно длительное продолжение роста верхушечной почки, причем рост не только не ослабляется при очередных пассажах, а наоборот усиливается. Особенно интересные данные приводит Р. Г. Бутенко (1960) о культуре каллюса моркови с 1938 г. При этом образовалась «привыкшая» культура, которая приспособлена к неограниченному размножению клеток. Несомненно, что нечто подобное имеет место и у ряда растительных видов, длительное размножение которых удавалось осуществить ряду ученых. Любинский (1957 : 14) считает, что наследственно закрепившаяся способность к сохранению неограниченно долгой активности меристемы возникла у выходцев из влажных местообитаний. Следовательно, приспособленность или неприспособленность к длительному вегетативному росту может быть объяснена только исходя из данных об историческом развитии данного вида. Это необходимо учитывать при анализе явлений старения растительных организмов.

Многие из приведенных соображений показывают, как отмечал еще К. А. Тимирязев (1949), что для полного объяснения биологических явлений необходимо применение исторического метода.

Приведенная попытка классификации типов развития покрытосеменных растений, конечно, никак не может претендовать на признание в качестве вполне оформленной гипотезы. Наоборот, излишняя конкретизация некоторых вопросов была бы даже вредна. Это будет сделано специалистами в соответствующих областях в процессе выявления приложимости данной схемы к развитию различных групп растений.

ЛИТЕРАТУРА

Авакян А. А. (1960). Биология развития сельскохозяйственных растений. — Бутенко Р. Г. и Ю. А. Баскаков. (1960). К вопросу о механизме действия гидразида малеиновой кислоты на растения. Физиолог. раст., 7, 4. — Вересин М. М. (1953). Интересный экземпляр дуба. Природа, 5. — Володарский Н. И. (1960). Закономерности морфогенеза и стадийное развитие однолетних растений. Агробиолог., 5. — Гельфандбейн П. С. (1948). Нижняя микрозона побега и ее природа. Агробиолог., 4. — Генкель П. А. (1959). Значение принципа стадийности в изучении индивидуального развития и устойчивости растительных организмов. Сб.: Наследственность и изменчивость растений, животных и микроорганизмов, т. 11. — Грудзинская И. А. (1959). О периодичности развития (побегообразование у дуба). Сб.: Итоги и перспективы исследований развития растений. — Грязнов Н. Н. и Л. С. Алешина. (1954). Некоторые данные о стадийной разнокачественности побегов и почек у одноукосного клевера. Уч. зап. Горьковск. унив., XXV. — Грязнов Н. Н. и В. П. Кириллова. (1959). Изучение стадийной разнокачественности стеблевых побегов и почек одноукосного красного клевера путем черенкования. Уч. зап. Горьковск. гос. унив., 50. — Гулисашвили В. З. (1954). Стадийность в развитии древесных пород. Усп. совр. биолог., 38 3 (6). — Гупало П. И. (1959). О системе понятий (терминологии) по онтогенезу растений. Физиолог. раст., 6, 5. — Казарян В. О. (1955). О роли вторичной меристемы в онтогенетическом развитии растений. Изв. АН СССР, сер. биолог., 6. — Клебс Г. (1905). Произвольное изменение растительных форм. — Кожин А. Е. (1946). Вопросы изучения стадийности развития многолетних растений. Изв. АН Арм. ССР, 7. — Коломиец И. А. (1954). Об условиях развития цветочных и ростовых почек у яблони. Тр. Инст. физиолог. раст. АН СССР, VIII, 2. — Корнилов А. А. (1951). Световая стадия развития и фотопериодизм. Усп. совр. биолог., 32 2 (5). — Котт С. А. (1953). Некоторые особенности развития сорных и луговых злаков. Агробиолог., 3. — Кренке Н. П. (1940). Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. — Куперман Ф. М. (1959). Основные закономерности онтогенеза растений в свете теории стадийного развития. Сб.: Наследственность и изменчивость растений, животных и микроорганизмов. — Левин Г. Г. (1959). Чередование поколений, цикл развития и онтогенез растений. Бот. журн., 7. — Лысенко Т. Д. (1936). Теоретические основы яровизации. — Лысенко Т. Д. (1952). Стадийное развитие растений. — Любинский Н. А. (1957). Физиологические основы вегетативного размножения растений. — Машкин С. И. (1959). Изучение стадии яровизации у семян и почек древесных пород. Тр. Воронежск гос. унив., 56, 1. — Мичурин И. В. (1948). Сочинения, 1. — Мокроносов А. Т. (1960). Фотопериодическая реакция культурного картофеля. Бот. журн., 11. — Молиш Г. (1933). Физиология растений как теория садоводства. — Нурмисте Б. Х. (1956). О вырождении некоторых межвидовых вегетативных гибридов картофеля. Агробиолог., 5. — Работнов Т. А. (1950). Некоторые вопросы изучения структуры луговых травостоев. Бюлл. МОИП, 55 (2). — Разумов В. И. (1954). Некоторые вопросы стадийного развития растений. Сб.: Вопр. бот., II. — Разумов В. И. (1960). Значение гиббереллина в развитии растений. Агробиолог., 3. — Родионов А. И. (1950). Изучение стадии яровизации у персика, и песчаной вишни. Изв. АН СССР, сер. биолог., 2. — Сергеев Л. И. (1950). Теория стадийного развития — основной закон физиологии растений. Усп. совр. биолог., 30, 3 (6). — Сергеев Л. И. и К. А. Сергеева. (1959). О физиологических изменениях в онтогенезе генеративных почек древесных растений. Сб.: Итоги и перспективы исслед. развит. раст. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. — Синюхин А. М. (1953). О возникновении нового организма в недрах старого. Изв. АН СССР, сер. биолог., 5. — Сисакян Н. М. (1954). Биохимия обмена веществ. — Скрипчинский В. В. (1956). Основные проблемы онтогенеза растений в свете учения И. В. Мичурина. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 61, 4 и 5. — Спиваковский Н. Д. (1939). Об ускорении плодоношения молодых садов. Садовод., 5. — Тахтаджян А. Л. (1954). Вопросы эволюционной морфологии растений. — Тимирязев К. А. (1949). Исторический метод в биологии. Избр. соч., III — Тринклер Ю. Г. (1960). О большом цикле развития картофельного растения. Физиолог. раст., 7, 6. — Фетисов Г. Г. (1941). Плодоводство и ягодоводство. — Филиппенко И. М. (1958). Особенности стадийного развития и плодоношения виноградной лозы. Журн. общ. биолог., 19, 2. — Чайлахян М. Х. (1937). Гормональная теория развития растений. — Чайлахян М. Х. (1958). Основные закономерности онтогенеза высших растений. — Шитт П. Г. (1958). Учение о росте и развитии плодовых и ягодных растений. — Щепотьев Ф. Л. (1955). О вторичном росте и вторичном цветении грецкого ореха. Бот. журн., 1. — Яблоков А. С. (1952). Селекция древесных пород с основами лесного семеноводства.

Горьковский сельскохозяйственный
институт.

THE MAIN TYPES OF DEVELOPMENT OF ANGIOSPERMS
By Yu. G. Trinkler

SUMMARY

A new classification of the types of development of angiosperms is proposed by the author. Five types of development are distinguished: the trees, the shrubs, the perennial herabge plants, the biennial herbage plants (rhizocarpous and winter herbs) and annual (spring) herbage plants. The classification is based on the peculiarities of the life cycle and morphogenesis of each of these types.

According to the author's view, the classification proposed reflects to some extent the evolution of angiosperms.

ТОМ 47 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1962, № 1

В. Н. Голубев

К ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКОМУ ПОЗНАНИЮ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЛУГОВЫХ СТЕПЕЙ

С 3 рисунками

(Получено 9 XI 1960)

Задача углубленного познания закономерностей растительного покрова сейчас разрешается путем организации комплексных стационарных исследований. Как указывает Е. М. Лавренко (1959), каузальный анализ растительности должен основываться на сопряженном изучении сезонной и разногодичной изменчивости сообществ, эколого-биологических свойств видов и физиологически действующих режимов среды в растительных сообществах. Выявление и установление эколого-биологических особенностей отдельных компонентов фитоценозов различных ботанико-географических зон и областей крайне необходимо и для разработки естественной классификации растительного покрова.

Весьма перспективным и плодотворным направлением исследования сложения и динамики фитоценозов является сопряженное изучение динамики климатических факторов, водного и питательного режима почв, корневых систем, характера вегетации и ритмики цветения отдельных видов фитоценоза. Такое изучение представляет необходимую основу для многих других более детальных и разносторонних исследований растительных сообществ, так как раскрывает главные экологические закономерности развития, позволяет понять сущность взаимоотношений растений и среды в данных географических и топографических условиях.

Одними из первых работ в этом направлении у нас являются исследования М. В. Культиасова (1925), М. М. Советкиной (1929), С. П. Кузьмина (1930), А. В. Гурского (1934, 1945), а затем М. П. Петрова (1933, 1935), В. М. Свешниковой (1944, 1952, 1955), И. С. Амелина (1951), В. М. Понятовской (1952), И. Н. Бейдеман (1953), П. А. Скрипки (1953, 1955), А. А. Горшковой (1954), А. Г. Константиновой (1954), Е. И. Рачковской (1956), Н. Т. Нечаевой (1958), Э. Н. Благовещенского (1958), И. Н. Оловянниковой (1958), Г. П. Белостокова (1959), И. О. Байтулина (1959) и некоторых других.

В перечисленных работах особое внимание уделяется сопряженному анализу динамики влажности корнеобитаемых горизонтов почво-грунта, глубины проникновения корневых систем и длительности вегетации растений. Весьма показательна единодушная согласованность сделанных на этой основе выводов. Так, Гурский (1934 : 54) указывает, что «можно установить прямую пропорциональность между глубиной корней и длиной вегетации». «Намечается ясная зависимость, — пишет Амелин (1951 : 215), — между продолжительностью вегетационного периода и глубиной корней: чем продолжительнее вегетационный период, тем глубже и мощ-

нее корневая система (при прочих равных условиях) и наоборот». Сходные соображения высказывают Скрипка (1955), Рачковская (1956), Белостоков (1959) и др. Целиком разделяя эти выводы, мы, однако, должны с известной осторожностью отнестись к возможности установления связи ритмики цветения растений со строением корневых систем и влагообеспеченностью, как это делает Горшкова (1954). Это правильное, в сущности, положение все-таки имеет множество исключений.

Ряд исследователей скептически относится к тому исключительно важному значению определения максимальной глубины проникновения корней для познания биоэкологии растений, которое показано в перечисленных работах. Американский ризолог Уивер даже ввел в обиход при описании корней понятие о рабочей глубине проникновения, т. е. той глубине, на которую опускается еще значительная масса корней (цитир. по Н. В. Красовской, 1929). Не отрицая правомерности и важности этого показателя при оценке жизнедеятельности растений в данных условиях все-таки следует по возможности добиваться весьма точного определения максимальной глубины проникновения хотя бы отдельных или единичных корней растения. Во-первых, максимальная глубина проникновения корней растений вовсе не является величиной случайной, как полагает Красовская (1929), а, во-вторых, энергия поглощения почвенных растворов отдельными корнями, по-видимому, подвержена значительным колебаниям в пределах различных частей корневой системы одного и того же растения. В этом отношении весьма интересно высказывание М. С. Шалыта (1960 : 87) о том, что «с у д и т ь п о м а с с е (количеству) корней и даже по ее распределению в почве о с т е п е н и п о г л о щ е н и я и м и в о д ы (и питательных веществ) и, таким образом, отчасти и о засухоустойчивости растений и о способности использовать плодородие почвы, — р и с к о в а н н о. Следует принимать во внимание одно чрезвычайно важное и вообще говоря, нелегко учитываемое обстоятельство — активность, энергию корней» (разрядка наша, — *В. Г.*). Эта же мысль проводится и в более ранней работе цитированного автора (см.: Шалыт и Калмыкова, 1935). На различия в энергии поглощения минеральных солей разными корнями корневой системы растения указывается в работе Н. Н. Колосова (1953).

Отдельные, пусть даже весьма малочисленные, корни, распространяясь в горизонты почвы и подпочвы с постоянным содержанием легкодоступной влаги, несомненно обладают очень высокой поглотительной способностью и в периоды сильного иссушения верхних слоев почвы могут в значительной мере покрывать водный дефицит растений, снабжая влагой не только транспирирующие органы, но, возможно, и разветвления корневой системы в верхних горизонтах почвы, тем самым создавая возможности для извлечения минеральных веществ из сухой почвы. Сходное мнение высказывает Байтулин (1959). По данным Оловянниковой (1958), потребление влаги отдельными корнями из глубоких слоев почвы поддерживает жизнь растений в сухие периоды и имеет большое значение в их устойчивости.

В свете этих данных, странным кажется заключение Г. М. Зозулина (1959 : 20), «что завядание растительности на степи (наблюдаемое вообще очень редко) наступает в период, когда влажность верхнего почвенного слоя достигает величины влажности завядания, несмотря на наличие усвояемой влаги глубже 50 см от поверхности». Как будет показано ниже, это утверждение не соответствует действительности.

В приведенном обзоре основное внимание уделялось характеру влагообеспеченности растений, так как большинство указанных исследований относится к аридным и субаридным районам, где ограничивающим фактором развития растительности является недостаток почвенной влаги. Для

луговых степей, в том числе и Стрелецкой степи [1] под Курском, где проводились наши исследования, фактор влагообеспеченности растений наряду с другими также играет выдающуюся роль в процессах сложения и развития растительного покрова.

Ботаническое изучение Стрелецкой степи имеет уже более чем полувековую давность.[2] Оно неразрывно связано с именем В. В. Алехина. Алехиным (1909) установлена замечательная черта растительности Стрелецкой степи — последовательная смена красочных аспективных картин, гармонично изменяющихся в течение вегетационного периода. В целом ряде работ Алехина (1909, 1924, 1934, 1935, 1951) обрисовываются и другие особенности растительности Стрелецкой степи: высокая видовая и экземплярная насыщенность, большое участие в составе травостоя ярко цветущего разнотравья и мезофильных злаков, сложная ярусная и синузиальная структура, высокое проективное покрытие. Алехин также полагал, что на Стрелецкой степи почти полностью отсутствуют жизненные формы эфемеров, эфемероидов, «перекати-поле» и господствуют многолетние растения.

Слабым местом в исследованиях сложения и динамики растительности Стрелецкой степи является их отрыв от соответствующего анализа почвенно-климатических факторов, в особенности водного режима мощных черноземов, и глубокого познания биоэкологии составляющих видов. Вследствие этого наличие перечисленных выше черт растительности Стрелецкой степи до сих пор остается слабо мотивированным со стороны их причинной обусловленности, а существование некоторых из них оказывается недостаточно проверенным и достоверным. Именно отсутствием четких эколого-биологических показателей растительности и следует объяснить удивительную несогласованность, а часто и расплывчатость во взглядах на природу Стрелецкой степи, проявляющихся и в неустойчивости принципов ее классификации.

Принимая во внимание вышеизложенное и преследуя цель выявить некоторые эколого-биологические особенности компонентов луговых степей, мы обратились к изучению ритмов развития и строения подземных органов растений сопряженно с динамикой осадков, водного режима почв и другими эдафическими показателями.

Климатические условия Стрелецкой степи определяются ее положением в юго-западной части Средне-Русской возвышенности. Среднегодовая температура равна +5.2°, температура наиболее холодного месяца — января −9.3°, самого теплого — июля +19.4°. Средняя многолетняя сумма осадков равна 592 мм, из них на теплое время года приходится 347 мм. Наибольшее количество осадков в среднем приходится на самый теплый месяц — июль. Как указывает А. В. Гурский (1945), совпадение максимумов температур с максимумом осадков является характерной климатической особенностью степной области. Обращает на себя внимание чрезвычайно высокий диапазон абсолютных колебаний выпадающих осадков по годам: так, в 1938—1939 гидрологический год выпало 379 мм осадков, а в 1952—1953 год количество их составило 800 мм. Такие колебания чрезвычайно сильно сказываются на проявлении разногодичной изменчивости растительности. По данным Афанасьевой (1958), в выпадении осадков наблюдается закономерная периодичность: сухие периоды чередуются с влажными, причем влажные периоды в целом более продолжительны по сравнению с сухими (рис. 1). Недостающие на рисунке годовые суммы осадков с 1955—1956 по 1959—1960 гидрологические годы равны соответственно 720.1 мм, 660.8 мм, 590.1 мм, 515.3 мм и 525.3 мм. Положение скользящей кривой по шестилетиям с 1953—1954 по 1959—1960 гг., отсутствующее на рисунке, определяется следующими величинами осадков в мм — 615, 614, 640, 629, 634, 603, 595, т. е. эти годы приходятся на влажный многолетний период.

На рис. 1 приводится и годовой коэффициент увлажнения (*ку*), равный отношению годовой суммы осадков к годовой величине испаряемости. Как указывает А. А. Роде

[1] Ныне Стрелецкая степь входит в состав Центрально-Черноземного госзаповедника им. В. В. Алехина.

[2] Библиография работ, выполненных в Стрелецкой степи, приводится в статье Г. М. Зозулина и В. Н. Голубева (1960).

(1956), если коэффициент увлажнения меньше единицы, то к осени в почве создается некоторый дефицит влаги, чему особенно способствуют низкие величины *ку* в летнее время.

Почвы Стрелецкой степи — мощные черноземы; наиболее распространенным подтипом являются черноземы выщелоченные, средне-гумусные, тяжелосуглинистые. Гумусовый горизонт имеет мощность 80—100 см. Ниже идет переходный горизонт — до глубины 120 см. Почвообразующей породой является светло-палевый лёссовидный суглинок. Его толща отчетливо разделяется на два слоя: верхний, по механическому составу более тяжелый, пылеватый и нижний — более легкий (Афанасьева, 1947, 1958). Граница между наносами лежит чаще всего на глубине 210—220 см, с отклонениями вверх или вниз. С верхним наносом совмещается бо́льшая часть почвенного профиля. Двучленность наноса оказывает большое влияние на процессы черноземообразования и водный режим (Афанасьева, 1947, 1958; Роде, 1955, 1956; Большаков, 1959).

По водному режиму черноземы Стрелецкой степи относятся к промывному типу, к группе периодически промывных, к лесостепному подтипу (Роде, 1956). Питание почв влагой осуществляется только за счет атмосферных вод, так как грунтовые воды залегают на глубине 12—14 м. В отрицательных формах рельефа — блюдцах, западинах и прочих почвы получают дополнительное увлажнение за счет поверхностного стока талых и ливневых вод. Промывной режим отмечается во время влажных периодов, непромывной — в сухие периоды и в отдельные засушливые годы, приходящиеся на многолетние влажные периоды.

При значительных количествах осадков в осенне-зимне-ранневесенний период, когда почвенный профиль промокает насквозь, над границей смены наносов образуется гравитационная капиллярно-подвешенная влага под влиянием менисковых сил (Лебедев, 1936). Граница смены наносов играет роль своеобразного водоупора, над которым появляется временный водоносный горизонт (Роде, 1956). По данным А. Ф. Большакова (1959), во влажный 1953 г. дополнительное накопление влаги над контактом наносов наблюдалось по всей толще тяжелого суглинка. Общее превышение над запасом, соответствующим НВ,[1] составило 65 мм. По данным пятилетних наблюдений (с 1956 по 1960 г.) над режимом влажности почвы в косимой степи, любезно предоставленным мне Афанасьевой, в пределах контакта наносов влажность почвы ни в один из указанных годов в течение всего вегетационного периода не опускалась ниже величины НВ. Это, в частности, относится и к сравнительно сухому 1958—1959 гидрологическому году, в котором выпало 515.3 мм осадков. На протяжении летнего сезона 1959 г. верхняя граница влажности, равной НВ, устойчиво держалась на глубине около 180 см. Таким образом, независимо от колебаний в выпадении атмосферных осадков в различные годы над границей смены наносов всегда присутствует среднедоступная, а иногда и легкодоступная (НВ—ПВ, ПВ) для растений влага.

По этим же данным пятилетних наблюдений Афанасьевой, в метровом гумусовом слое среднедоступная влага в диапазоне от НВ до ВРК имеется лишь в первую половину вегетационного периода, во вторую же его половину присутствует лишь труднодоступная влага в пределах от ВРК до ВЗ и ниже ВЗ. Летние осадки не изменяют запаса влаги в почве, так как промачивают всего лишь верхние 10—20 см почвы (Герцык, 1957). Но роль летних осадков в жизнедеятельности растений, естественно, очень велика.

Необходимо учесть, что годы наблюдений над режимом влажности почвы приходятся на влажный многолетний период (см. выше). Следовательно, если во влажные годы в гумусовом горизонте наблюдается в середине лета дефицит почвенной влаги, то в сухие годы иссушение почвы будет еще более значительным. Иссушение почвы верхнего метрового слоя объясняется, помимо физического испарения, главным образом усиленным расходом влаги в процессе десукции растений, что соответствует и распределению массы корней в почвенном профиле. По данным Афанасьевой (1947) и Шалыта (1950), в гумусовом горизонте мощностью в 1 м содержится до 97% корней от общей их массы в почве.

Влажность почвы от 1 м до 1.7—1.8 м глубины соответствует в нижней части слоя ВРК—НВ, а в верхней части равна ВРК с некоторыми колебаниями.

Заканчивая характеристику водного режима почв, необходимо отметить, что вследствие глубокого стояния грунтовых вод и периодически промывного водного режима мощных черноземов Стрелецкой степи легко растворимые соли в почвенном профиле не встречаются, солонцеватость в почвах отсутствует (Афанасьева, 1958).

Все приведенные выше данные по водному режиму мощных черноземов Стрелецкой степи свидетельствуют, что влагообеспеченность растений в зависимости от глубины проникновения их корневых систем будет

[1] Здесь приняты следующие обозначения категорий почвенной влаги, по Роде (1952): ПВ — полная влагоемкость, НВ — наименьшая влагоемкость, ВРК — влажность разрыва капиллярной связи, ВЗ — влажность завядания.

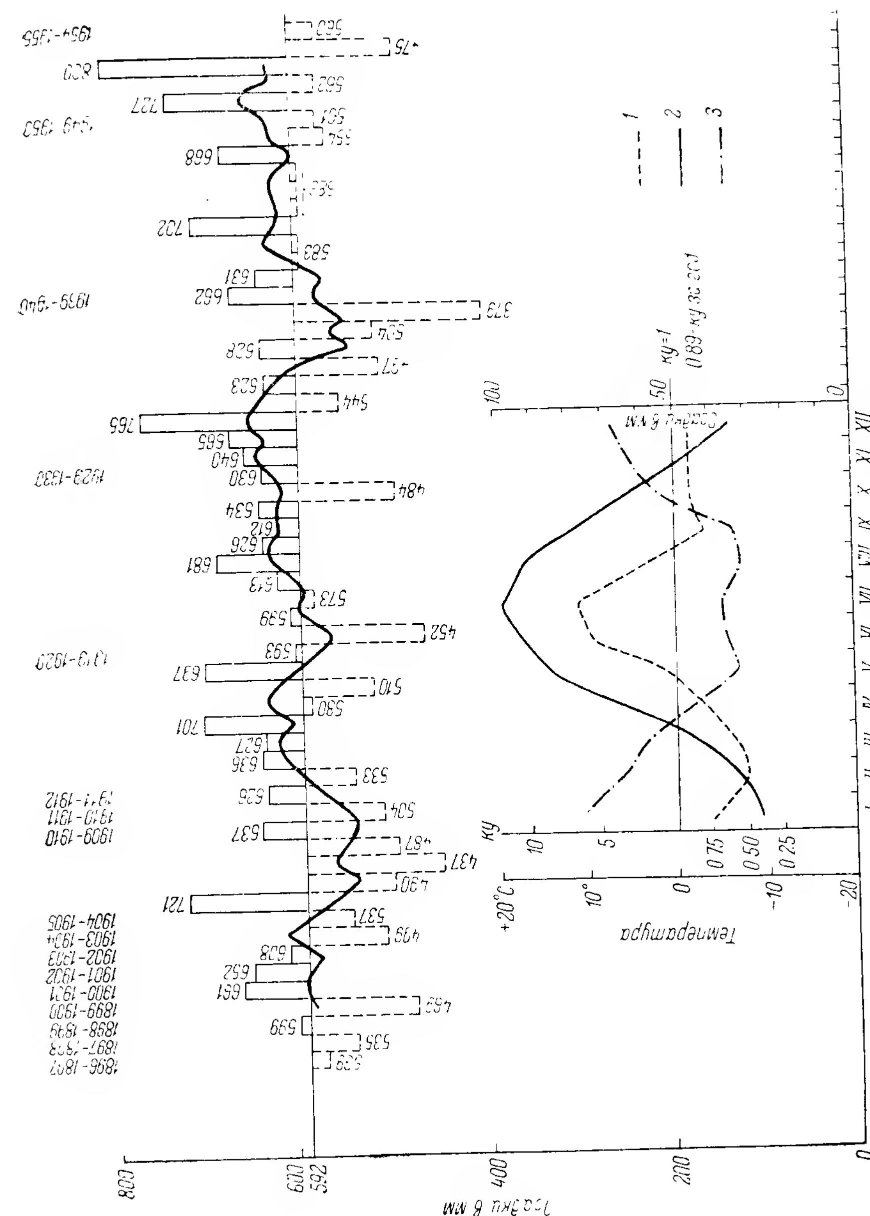


Рис. 1. Средние суммы осадков за год; скользящая кривая по шестилетиям и основные климатические показатели (метеостанция г. Курска). (По Е. А. Афанасьевой [1958]).

1 — среднемесячные суммы осадков (многолетние данные); *2* — среднемесячные температуры воздуха (многолетние данные); *3* — месячные коэффициенты увлажнения (*ку*).

складываться по-разному. Растения с неглубокими корневыми системами — до 1 м и немного более попадают в условия периодического дефицита почвенной влаги во вторую половину вегетационного периода (с конца июня). Растения, корни которых проникают до границы смены наносов и глубже, имеют устойчивую влагообеспеченность в течение всего вегетационного периода, в большей или меньшей степени независимо от количества выпадающих в разные годы осадков. Растения с корневыми системами глубже 1 м, но не достигающими границы смены наносов, занимают по влагообеспеченности промежуточное положение.

В зависимости от глубины проникновения корней в почву все растения Стрелецкой степи распадаются на 3 эколого-морфологических группы: 1) растения с поверхностной корневой системой (от 0 до 100 см) — 50.6%, 2) растения со средней глубиной залегания корневых систем (100—200 см) — 22.4% и 3) глубококорневые растения (свыше 200 см) — 27%. Принимая во внимание такие показатели, как глубина корневых систем и характер потребления растениями почвенной влаги, использованные в системе эколого-биологических типов Бейдеман (1949, 1953), можно считать, что мелкокорневые растения в наших условиях являются омброфитами, а средне- и глубококорневые — трихогидрофитами. Фреатофиты, по-видимому, на Стрелецкой степи отсутствуют, за исключением, может быть, *Rumex confertus*, корни которого проникают на глубину свыше 6 м.

Следует подчеркнуть, что многие трихогидрофиты Стрелецкой степи наряду с глубинными обладают также поверхностно залегающими корнями и, таким образом, являются в действительности омбро-трихогидрофитами. Не исключена также возможность потребления омброфитами и омбро-трихогидрофитами конденсационной влаги, а значит они в какой-то мере наследуют признаки дрозофитов. Эти факты говорят об известной условности выделяемых Бейдеман эколого-биологических типов. Но использование их в геоботанических исследованиях весьма полезно, так как они определяют существенные, хорошо выраженные приспособительные признаки растений.

Знание глубины проникновения корней в почву у растений имеет большое значение не только для целей настоящей работы, но и в различного рода других исследованиях, в частности, физиологических, а также и в чисто практических целях, например при выборе кормовых растений для культуры в определенных условиях. Поэтому ниже приводятся списки всех изученных растений (251 вид), представляющих почти всю флору Стрелецкой степи.[1]

На косимых участках Стрелецкой степи произрастают следующие мелкокорневые растения, корни которых проникают в глубину до 1 м или немного более (омброфиты):[2] *Acinos thymoides, Ajuga genevensis, Allium oleraceum, Alyssum calycinum, A. desertorum, Androsace septentrionalis, Anemone silvestris, Anthericum ramosum, Antitoxicum officinale, Arenaria serpyllifolia, A. ucrainica, Asperula cynanchica, A. tinctoria, Barbaraea vulgaris, Berteroa incana, Bromus riparius*→, *Bupleurum falcatum, Campanula patula, C. sibirica, Carex humilis, C. michelii, Cerastium caespitosum, Crepis tectorum, Draba nemorosa, D. sibirica, Erigeron acer, Erysimum marschallianum, Euphorbia subtilis, Euphrasia tatarica, Festuca sulcata, Filipendula hexapetala, Fragaria viridis, Gagea erubescens, Galium boreale, G. mollugo, Gypsophilla muralis, Helichrysum arenarium, Helictotrichon pubescens, H. schellianum*, некоторые виды *Hieracium, Hyacinthella leucophaea, Iris aphylla, Jurinea arachnoidea, Koeleria gracilis, Leontodon autumnalis, L. hispidus, Linum flavum, L. perenne, Medicago lupulina, Melampyrum cristatum, Myosotis suaveolens, Odontites serotina, Oenothera biennis, Orobus pannonicus*→, *Pedicularis kaufmannii, Phleum phleoides, Plantago lanceolata, P. media, P. stepposa* (?), *Poa angustifolia, P. bulbosa, Polygala comosa, Polygonatum officinale, Potentilla alba, P. patula, P. recta, Primula veris, Ranunculus illyricus, R. pedatus, R. polyanthemus, Rhinanthus major, Sedum acre, S. telephium, Senecio integrifolius, Serratula heterophylla, Silene parviflora, S. chlorantha, Stellaria graminea, Thesium ebracteatum, Th. ramosum, Trifolium strepens, T. repens, Trinia multicaulis, Turritis glabra, Valeriana rossica, Verbascum phoeniceum, Veratrum nigrum, Veronica austriaca, V. incana, V. prostrata, V. spicata, V. verna, Viola hirta, V. rupestris, V. tricolor.*

Преимущественно на некосимых участках степи, в западинах и на экспозициях косимой степи северного уклона произрастают следующие мелкокорневые растения: *Anthoxanthum odoratum, Crepis praemorsa, Betonica officinalis, Briza media, Centaurea pseudophrygia, Dactylis glomerata, Dianthus deltoides, Dracocephalum rujschiana, Festuca pratense, Inula hirta, I. salicina, Luzula pallescens, Phleum pratense, Prunella grandiflora, P. vulgaris, Pulmonaria angustifolia, Rumex acetosa, Scutellaria hastifolia, Seseli annuum, Thalictrum lucidum, Th. simplex, Agrostis syreistschikovii.*

По местам с нарушенным почвенным покровом из мелкокорневых растений встречаются: *Bromus arvensis, B. japonicus, B. mollis, Capsella bursa pastoris, Descurainia sophia, Dracocephalum thymiflorum, Lappula myosotis, Polygonum aviculare, Sisymbrium loeselii.*

Среднекорневые растения, чтобы дать более конкретное представление о глубине проникновения корней отдельных видов, мы разделяем на две подгруппы: первая с глубинами корней до 150 см и вторая — до 200 см.

К первой подгруппе из растений косимой степи и южных склонов логов относятся: *Artemisia austriaca, A. vulgaris, Achyrophorus maculatus*→, *Daucus carota, Dianthus andrzejowskianus, Bromus riparius*←, *Elisanthe viscosa, Eryngium planum, Geranium sanguineum, Lithospermum officinale, Melandrium album, Orobus pannonicus*←, *Potentilla argentea, P. humifusa, Pulsatilla patens, Senecio jacobaea, Trifolium pratense, Veronica spuria.*

В западинах косимой степи или по ее северным уклонам, а также на некосимой степи (в частности, по западным и восточным склонам некосимых степных логов) встречаются: *Agrimonia eupatoria, Anthriscus silvestris, Cirsium pannonicum, Geranium pratense, Inula ensifolia, Linaria vulgaris, Pyrethrum corymbosum, Serratula inermis, Viscaria vulgaris.*

Ко второй подгруппе среднекорневых растений косимой степи относятся: *Achillea millefolium, A. nobilis, Achyrophorus maculatus*←, *Agropyrum intermedium, A. repens, Anthemis tinctoria, Anthyllis polyphylla, Bromus inermis, Campanula bononiensis, C. rotundifolia, Carduus hamulosus, Centaurea marschalliana, Euphorbia seguieriana, E. virgata, Hypericum perforatum, Leucanthemum vulgare, Libanotis intermedia, Sanguisorba officinalis, Scorzonera purpurea*→, *Stipa dasyphylla, S. pennata, S. stenophylla*→, *Thymus marschallianus, Trifolium alpestre, T. montanum.*

Преимущественно в некосимой степи, в том числе на южных склонах некосимых степных логов, реже в западинах косимой степи, встречаются следующие среднекорневые растения второй подгруппы: *Artemisia latifolia, Clematis recta, Hieracium umbellatum, Trifolium medium, Senecio erucifolius, Hieracium virosum.*

Глубококорневыми растениями, растущими в косимой степи, являются: *Adonis vernalis, Artemisia absinthium, Astragalus cicer, A. danicus, Calamagrostis epigeios, Cichorium intybus, Cirsium polonicum, Coronilla varia, Delphinium cuneatum, Echium rubrum, Euphorbia semivillosa, Knautia arvensis, Lotus corniculatus, Onobrychis arenaria, Peucedanum lubimenkoanum, P. oreoselinum, Picris hieracioides, Salvia nutans, S. pratensis, S. verticillata, Scabiosa ochroleuca, Scorzonera purpurea*←, *Silene cucubalus, S. nutans, Sisymbrium polymorphum, Solidago virgaurea, Stipa stenophylla*←, *Taraxacum officinale, Thalictrum minus, Tragopogon orientale, Asparagus officinalis, Bunias orientalis, Artemisia campestris, Centaurea jacea, C. ruthenica, C. scabiosa, Convolvulus arvensis, Echium vulgare, Falcaria vulgaris, Galium verum, Lavatera thuringiaca, Medicago falcata, Nonnea pulla, Phlomis tuberosa, Rumex confertus, R. thyrsiflorus, Stachys recta, Tanacetum vulgare, Verbascum lychnitis, Vicia tenuifolia.*

Из глубококорневых растений, развивающихся преимущественно в некосимой степи и на южных склонах логов, встречаются: *Cirsium arvense, Heracleum sibiricum, Senecio schwetzowii, Verbascum orientale, V. nigrum, Vicia cracca, Pastinaca silvestris, Aster amellus.*

По участкам с нарушенным дерновым покровом, но иногда заходящим и на целинную ненарушенную степь, произрастают следующие глубококорневые растения: *Carduus crispus, C. nutans, Cirsium vulgare, Cynoglossum officinale, Lactuca serriola, Rumex crispus, R. pseudonatronatus.*

К глубококорневым растениям относятся и широко распространенные на Стрелецкой степи лесостепные полукустарники *Cytisus ruthenicus* и ***Genista tinctoria***.

---

[1] По морфологии корневых систем отдельных видов Стрелецкой степи имеется лишь одна работа Зозулина (1959), в которой описаны 95 степных видов. Повторно откапывая эти виды нам удалось уточнить максимальную глубину проникновения корней для многих видов; были охвачены изучением и все остальные виды Стрелецкой степи.

[2] Некоторые виды одновременно входят в списки двух соседних групп, так как глубина корней их взрослых особей варьирует. Эти виды обозначаются значком →, указывающим, что вид помещен и в следующей группе, а также значком ←, свидетельствующим о его помещении в предыдущей.

В морфологическом отношении структуры корневых систем растений луговой степи весьма разнообразны. В их характеристике обычно используют биоморфологические типы, предложенные Г. Н. Высоцким (1915) и Л. И. Казакевичем (1922), с различными дополнениями и модификациями (см., например, Зозулин, 1958, 1959; Борисова, 1960). Однако система Высоцкого—Казакевича принципиально не выдержана. Группы стержнекорневых и кистекорневых растений выделяются по признаку строения корневых систем. При выделении же рыхлокустовых (плотнокустовых), длиннокорневищных, ползучих и луковичных использованы уже другие признаки. Не находят отражения особенности строения корневых систем и в группах корнеотпрысковых и клубнелуковичных. Таким образом, отдельные категории системы биоморфологических типов Высоцкого—Казакевича устанавливаются на основе разных признаков, т. е. она не имеет единого принципа. В одних случаях учитывается строение корневой системы, а в других — строение побеговых органов. Следовательно, в прежнем своем виде эта система непригодна для характеристики собственно корневых систем растений, что, разумеется, нисколько не умаляет ее значения в оценке вегетативного возобновления и размножения, а также в познании особенностей морфогенеза структур подземных органов растений.

На основании имеющихся в нашем распоряжении данных мы считаем возможным выделить всего два главных типа структур корневых систем: стержнекорневой и кистекорневой. К стержнекорневому типу следует относить двудольные растения с главным первичным корнем (разной степени развития), а также растения с придаточными стержневыми корнями, развивающимися на корневищах или ползучих побегах. Кистекорневые растения характеризуются наличием скоплений придаточных корней, формирующихся на коротких корневищах, донце луковиц и клубнелуковиц, а также в некоторых узлах или на небольших участках длинных корневищ. Труднее определить место длиннокорневищных растений с равномерным и рассеяным распределением по длине корневища придаточных тонких корней. По-видимому, их целесообразнее относить к кистекорневому типу в качестве особой подгруппы.

Близкие соображения относительно классификации корневых систем растений впервые были выдвинуты М. Е. Сохадзе (1951) и совсем недавно Белостоковым (1959).

Итак, стержнекорневой тип объединяет собственно стержнекорневые растения, длиннокорневищные и ползучие с первичным и придаточными осевыми корнями и корнеотпрысковые с соответствующей структурой корневой системы. В дальнейших подразделениях стержнекорневых растений можно учесть глубину проникновения корней, характер их ветвления и пр.

К кистекорневому типу отойдут собственно кистекорневые, рыхлокустовые и плотнокустовые однодольные и некоторые двудольные, корнеотпрысковые и ползучие аналогичной структуры (см.: Голубев, 1957, 1960а), а также все луковичные, клубнелуковичные, некоторые клубнекорневые кистекорневой структуры (см.: Голубев, 1960б) и указанные длиннокорневищные, если придаточные корни у них сконцентрированы пучками. В более детальных подразделениях кистекорневого типа можно учесть глубину проникновения корней, характер их простирания в почве и пр.

Корневые системы стержнекорневого ряда составляют 58.2% от числа изученных видов (251), из них мелкокорневых 38.3%, среднекорневых 23.4% и глубококорневых 38.3%.

Стержнекорневые растения распадаются на следующие группы:

1. Стержнекорневые простые (термин Зозулина, 1959)— *Carduus hamulosus*, *Trifolium alpestre*, *Tragopogon orientale* (рис. 2, *а*) и др. Они характеризуются наличием мелких боковых проводящих корней на всем протяжении главной оси, без видимых скоплений в тех или иных частях. В основании стержневого корня боковые корешки могут отсутствовать совершенно, особенно у глубокостержнекорневых растений, которые с полным правом можно считать типичными трихогидрофитами. Впрочем, возможность развития эфемерных корешков, замечает Шалыт (1960), лишает четкости и эту категорию трихогидрофитов. Стержнекорневые простые составляют 7.5% от всех изученных растений. Среди них имеются мелкокорневые (36.8%), среднекорневые (21%) и глубококорневые (42.2%). Стержнекорневые простые подразделяются на следующие биологические типы: типичные стержнекорневые простые, корнеотпрысковые с ортотропными стержневыми и приповерхностными горизонтальными корнями, длиннокорневищные и ползучие растения с первичным и придаточными стержневыми корнями.

2. Стержнекорневые многоосевые (5.2%) — *Achyrophorus maculatus*, *Picris hieracioides* (рис. 2, *б*), *Scorzonera purpurea* и др. У этих растений в основании главного корня или несколько ниже формируются одна или несколько боковых скелетных осей, углубляющихся вниз. Как главные, так и боковые скелетные оси равномерно окоренены мелкими проводящими корешками по всей их длине. Среди многоосевых мелкокорневые составляют 23.6%, среднекорневые 38.2, глубококорневые 38.2%. По охватываемому объему почвы многоосевые стержнекорневые растения можно разделить на узко-, средне- и широкопростертые.

3. Стержнекорневые с максимальным ветвлением в нижней части корня (6.3%) — *Euphorbia semivillosa* (рис. 2, *в*), *Silene cucubalus*, *Delphinium cuneatum* и др. Только 18.7% из них являются мелкокорневыми растениями, остальные 81.3% относятся к глубококорневым — типичным трихогидрофитам. Наличие зоны ветвления в нижней части стержневого корня обеспечивает растения достаточным количеством влаги в течение всего вегетационного периода. Подразделяются на узко-, средне- и широкопростертые.

4. Стержнекорневые с максимальным ветвлением в средней части корня (1.2%) — *Galium verum* (рис. 2, *г*), *Lotus corniculatus*, *Stachys recta* (рис. 2, *д*), *Echium rubrum* и др. Все виды этого типа являются глубококорневыми, и зона ветвления приходится на влажный горизонт вблизи контакта наносов (трихогидрофиты).

5. Стержнекорневые с максимальным ветвлением в верхней части корня (23.5%) — *Elisanthe viscosa*, *Trifolium pratense*, *Salvia pratensis* (рис. 2, *е*) и др. От основания главного корня в стороны и вниз расходятся более или менее длинные корни, ниже по главной оси корни меньшей длины или они слабо выражены. Сфера боковых корней имеет форму конуса с основанием на поверхности почвы и вершиной в средней части корня или несколько ниже. Намечается также особая подгруппа с ясно выраженными лишь приповерхностными боковыми или придаточными корнями — растения с приповерхностным кругом Зозулина (1959). Подразделяются на мелкокорневые (59.3%), среднекорневые (23.7%) и глубококорневые (17%). По водному питанию средне- и глубококорневые являются омбро-трихогидрофитами.

6. Стержнекорневые многоосевые универсального типа с обильным ветвлением в верхней части главной и побочных скелетных осей и на большей части остальной их длины (14.3%) — *Thymus marschallianus*, *Cirsium polonicum* (рис. 2, *ж*) и др. Мелкокорневые составляют 22.2%, среднекорневые 30.5, глубококорневые 47.3%. К этой группе мы относим и многие стержне-кистекорневые растения, у которых наряду с главным развивается система придаточных корней. В биологическом отношении это наиболее совершенный тип корневой системы среди

стержнекорневых, использующей почвенные растворы из разных горизонтов почво-грунта, а также дождевую и конденсационную влагу. При более дробном понимании можно вычленить узко-, средне- и широкопростертые формы.

По классификации Кеннона (Cannon, 1911) и Уивера (Weaver, 1919, 1920) морфобиологические группы 1—4 следует отнести к специализированному типу (20.2%), шестую — к универсальному, а пятую — к промежуточному.

Корневые системы кистекорневого ряда составляют 41.8% всех видов, из них мелкокорневых 67.6%, среднекорневых 22.8 и глубококорневых 9.6%. Они подразделяются на следующие группы:

1. Кистекорневые с горизонтально простертыми корнями (1.6%). От короткого корневища во все стороны по радиусам расходятся горизонтальные приповерхностные и поверхностные придаточные корни. Все растения мелкоукореняющиеся — *Ajuga genevensis*, *Antitoxicum officinale* (рис. 2, *з*), *Pedicularis kaufmannii* (рис. 2, *и*) и др. Выделяются биологические типы корнеотпрысковых и луковичных растений. Ширина простирания корней у разных видов варьирует.

2. Кистекорневые с пучком придаточных корней, развивающихся дугообразно вниз и вертикально, образующих форму полуэллипса, — так называемые кистекорневые пучковатые (8%), из них мелкокорневых 50%, среднекорневых 25, глубококорневых 25% (*Adonis vernalis*, *Fragaria viridis*, *Senecio integrifolius* [рис. 2, *к*] и др.). Устанавливаются биологические типы собственно кистекорневых, кистекорневых с наземными или подземными столонами, длиннокорневищных.

3. Кистекорневые универсального типа (32.4%), из них мелкокорневые составляют 70.3%, среднекорневые 23.6, глубококорневые 6.1% (*Filipendula hexapetala*, *Bromus riparius* [рис. 2, *л*] и др.). Характеризуются наличием поверхностных, глубинных и дуговидно изогнутых под разными углами вниз корней. Подразделяются на биологические типы собственно кистекорневых, рыхлокустовых, плотнокустовых, короткоползучих, длиннокорневищных, луковичных.

Последние две группы часто довольно трудно различимы, наблюдаются также значительные колебания (у разных видов и у одного и того же вида в разных условиях) ширины распространения корней, благодаря чему оправдано дальнейшее разделение в основных группах на узко-, средне- и широкопростертые варианты.

Следуя Кеннону и Уиверу, первые две группы кистекорневых следует отнести к специализированному типу, а третью, как указано, к универсальному. Таким образом, среди всех изученных растений на специализированный тип корневых систем падает 29.8%, на промежуточный 23.5 и на универсальный 46.7%.

Цифровые данные показывают, что среди растений кистекорневого ряда глубококорневых значительно меньше в сравнении с растениями стержнекорневого ряда. Вместе с тем, даже в пределах каждой из трех категорий глубины (мелко-, средне- и глубококорневые) у разных видов стержнекорневого и кистекорневого рядов глубина проникновения корней колеблется в весьма широких пределах. Практически разные виды через каждые 10 см, начиная от поверхности и кончая 2—3 метрами, имеют границу своего проникновения вглубь. Таким образом, по признаку глубины проникновения корневых систем растения луговой степи образуют многоярусное сочетание корней, которое характеризуется отсутствием четких границ между соседними ярусами и высоким заполнением почвы, при котором в данном объеме ее размещаются корни многочисленных видов растений. Насыщение почвы корнями самое высокое в ее поверхностном слое, ниже оно постепенно убывает.

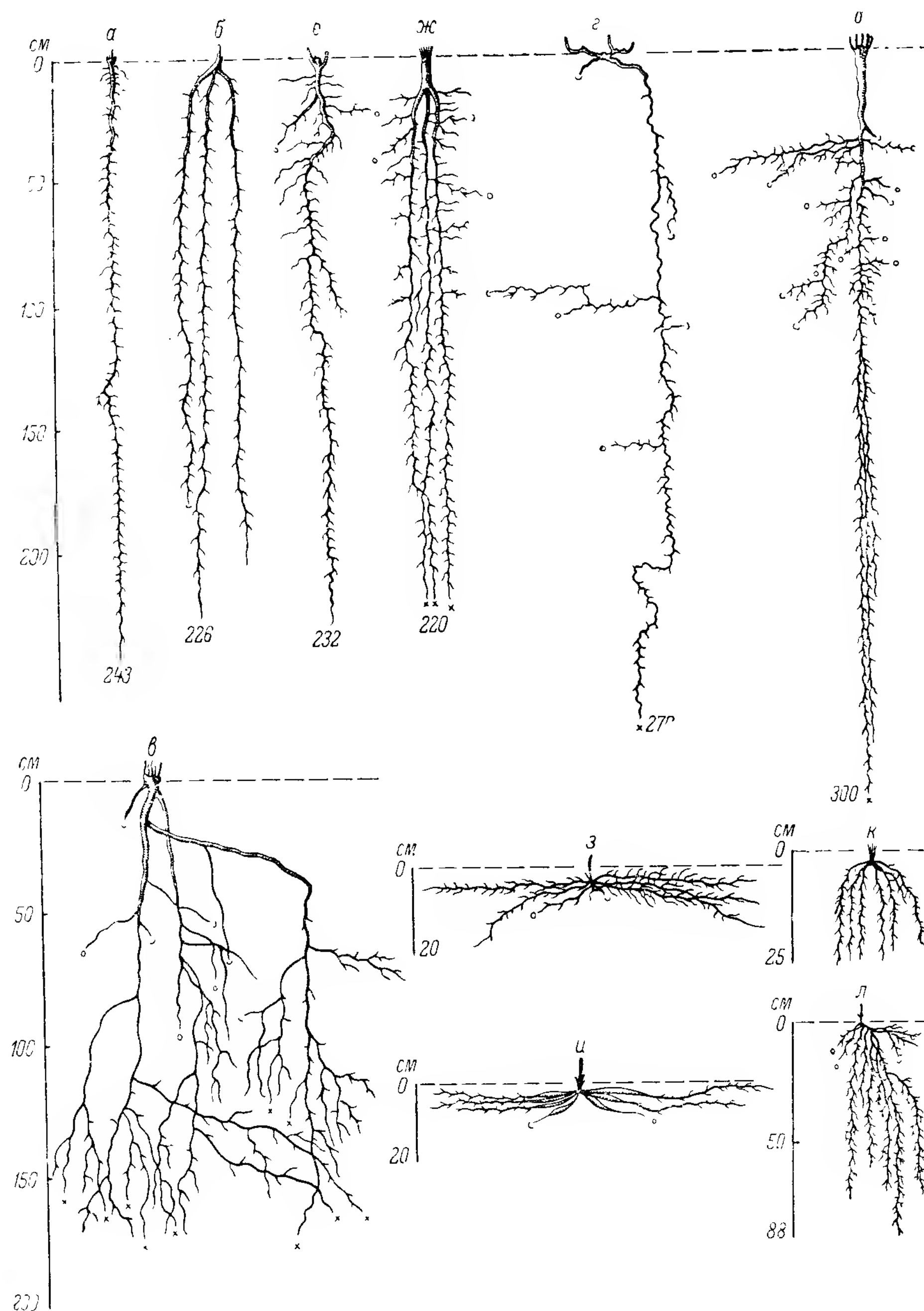


Рис. 2. Корневые системы некоторых видов растений луговой степи.

а — *Tragopogon orientale*; *б* — *Picris hieracioides*; *в* — *Euphorbia semivillosa*; *г* — *Galium verum*; *д* — *Stachys recta*; *е* — *Salvia pratensis*; *ж* — *Cirsium polonicum*; *з* — *Antitoxicum officinale*; *и* — *Pedicularis kaufmannii*; *к* — *Senecio integrifolius*; *л* — *Bromus riparius*. Все размеры даны в сантиметрах; *цифры*, стоящие у окончаний корней, обозначают максимальную глубину их проникновения в почву. *Условные обозначения*: с — корень уходит в глубь стенки траншеи; о — корень выходит на траншею, х — обрыв корня.

Если ярусы корневых систем выделять на основе глубины залегания основных зон ветвления корней у отдельных видов, то в корнестое луговой степи можно различить 3 яруса корневых систем: 1-й ярус — в верхних слоях гумусового горизонта, 2-й ярус — в пределах переходного почвенного горизонта и несколько глубже, 3-й ярус — в пределах глубины залегания границы смены наносов лёссовидного суглинка с колебаниями выше или ниже.

Таким образом, в результате морфологического анализа корневых систем отдельных видов устанавливается четкая приуроченность основной массы корней к самому верхнему слою почвы, где распространяют свои корни большинство кистекорневых (полностью или частично), стержнекорневые промежуточного и универсального типов и стержнекорневые специализированного типа (но уже с меньшим участием их корневых систем в наполнении поверхностного слоя). Эти данные вполне соответствуют результатам количественного анализа. По Шалыту (1950), в приповерхностном слое почвы до глубины 10 см содержится от 58 до 72% корней, а в верхних 25 см почвы — 76.4—84.9% корней. Далее, убывание массы корней идет сравнительно постепенно. Весьма существенной особенностью распространения корней является многоступенчатость их окончания у разных видов на почвенном профиле — в вертикальном направлении. Поэтому указание Шалыта (1950 : 266) о том, что корни большинства растений, не считая мелких однолетников, проникают на значительную глубину (нередко свыше 2 м) не может быть принято как критерий отсутствия четкой ярусности. Невыраженность ярусности по этому признаку объясняется очень широкой амплитудой колебания глубины проникновения корней у разных видов, что свидетельствует о чрезвычайно разностороннем и дифференцированном использовании почвенной среды растениями луговой степи. Если же судить о ярусности по глубине залегания основных зон ветвления корней отдельных видов в их совокупности, то в корнестое луговой степи, четко выделяются по крайней мере три яруса корней, о чем было сказано выше. Далее, луговая степь на мощном черноземе отличается очень большой мощностью корнеобитаемого слоя — до 4—5 м. На эту глубину проникают корни таких обильно представленных в степи растений, как *Convolvulus arvensis*, *Galium verum*, *Rumex thyrsiflorus*, *Stachys recta*, *Vicia tenuifolia* и некоторых других. Все перечисленные признаки составляют эколого-биологическую специфику растительности луговой степи в отношении ее подземной части, что вполне и весьма точно соответствует специфике ее надземной части (большое число ярусов, высокое покрытие и выполненность надземными органами пространства и т. д.; см.: Алехин, 1934, 1935, 1951). В этом отношении луговая степь не имеет своих аналогов в других типах растительности.

По характеру вегетации все растения Стрелецкой степи можно подразделить на две основные группы: коротковегетирующие и длительновегетирующие. При более же точном разделении растений по длительности вегетации выявляется большее число групп, а именно растения весеннераннелетнего цикла, среднелетнего, позднелетнего и осеннего цикла, и растения со среднелетней депрессией в вегетации, имеющие живые ассимилирующие органы в весенне-раннелетний и позднелетне-осенний периоды. Еще более разнообразен состав растений луговой степи по ритмике цветения: цветение, начинаясь с апреля, продолжается в течение всей весны, лета и первой половины сентября и обусловливается последовательной сменой цветения разных видов; лишь единичные виды способны к длительному цветению в течение всего вегетационного периода, например монашка.

Исследования показали, что между длительностью вегетации, мощностью надземных органов, степенью мезофильности и глубиной и мощностью

корневых систем, а следовательно, и влагообеспеченностью растений существует глубокая связь. Растениям мезоморфной структуры с более или менее крупными побегами свойственна глубокая корневая система. Только благодаря использованию ими горизонта постоянного увлажнения они способны выживать и развиваться в условиях плакорной степи и длительно вегетировать. Присутствие подавляющего большинства мезофитов длительной вегетации в Стрелецкой степи обязано исключительно этой их важнейшей особенности — глубокой корневой системе, которая в периоды иссушения гумусового горизонта обеспечивает растения необходимой влагой. При прочих равных условиях, чем мощнее надземные побеги растения, тем мощнее и глубже его корневая система. Здесь существует прямая коррелятивная связь, вытекающая из физиологических отношений между жизнедеятельностью надземной и подземной сферы. Что касается ритмики цветения, то закономерной связи с характером корневой системы установить не удается, так как имеется множество исключений, объяснение которых надо искать в эколого-исторических особенностях развития тех или иных растений.

Коротковегетирующие виды в большинстве своем являются мелкокорневыми растениями. Особенности их вегетации находятся в прямой связи с наличием дефицита почвенной влаги в гумусовом горизонте во вторую половину вегетационного периода.

В группе коротковегетирующих растений можно выделить следующие биоморфологические типы:

1. Однолетние растения: *Alyssum calycinum*, *A. desertorum*, *Androsace septentrionalis*, *Draba nemorosa*, *Veronica verna*, а также *Arenaria serpyllifolia*, *Medicago lupulina*.

2. Двулетние монокарпики: *Berteroa incana*, *Campanula patula*, *C. sibirica*, *Erysimum marschallianum*, *Jurinea arachnoidea*, *Oenothera biennis*, *Trinia multicaulis*, *Turritis glabra*, *Silene parviflora*, *Elisanthe viscosa*, *Tragopogon orientale*, *Carduus hamulosus*. Все перечисленные растения являются мелкокорневыми, исключая *Elisanthe viscosa* (глубина корней достигает 110 см), *Carduus hamulosus* (глубина до 194 см) и *Tragopogon orientale* (глубина до 243 см). Генеративные особи указанных растений обсеменяются и засыхают в конце июня. Однако некоторые экземпляры, несмотря на отсутствие зеленых листьев, остаются живыми, и в позднелетне-осеннее время способны к вторичному цветению. Особенно обильно вторичное цветение у *Berteroa incana* и *Campanula sibirica*.

3. Эфемероиды. Это многолетние растения с отмирающими к концу июня—началу июля надземными побегами, но в конце лета после дождей у них вновь отрастают приземные розетки зеленых листьев или короткие безрозеточные побеги, а нередко и генеративные побеги вторичного цветения. В противоположность существовавшему мнению о почти полном отсутствии эфемероидов на Стрелецкой степи мы приводим довольно значительный список растений эфемероидного типа. Некоторые из них являются облигатными эфемероидами (*Myosotis suaveolens*, *Senecio integrifolius*), другие — эфемероидами факультативными, которые лишь в специфических условиях плакорной луговой степи имеют летний перерыв вегетации, в более же мезофильных условиях, где они способны произрастать, сохраняют ассимилирующие органы в течение всего лета; таковы *Ajuga genevensis*, *Arenaria ucrainica*, *Barbaraea vulgaris*, *Cerastium caespitosum*, *Crepis praemorsa*, *Draba sibirica*, *Erigeron acer*, *Euphorbia subtilis*, *Orobus pannonicus*, *Polygala comosa*, *Primula veris*, *Serratula heterophylla*, *Stellaria graminea*, *Valeriana rossica*, *Verbascum phoeniceum*.

К факультативным эфемероидам и полуэфемероидам, до минимума сокращающим в июле ассимиляционный аппарат в засушливые лета,

относятся многие злаки: *Bromus riparius*, *Helictotrichon pubescens*, *H. schellianum*, *Koeleria gracilis*, *Phleum phleoides*, *Poa bulbosa*, а также *Dactylis glomerata*, *Anthoxanthum odoratum*, *Briza media*, *Festuca pratensis*, *Poa angustifolia*.

Массовым по обилию факультативным эфемероидом является мох *Thuidium abietinum*, сплошным напочвенным ковром покрывающий степь. В ранневесеннее и осеннее время этот мох, напитанный влагой, пышно разрастается, а в летнее время целиком пересыхает и впадает в состояние, близкое к анабиозу. Как указывает Е. П. Коровин (1958), мхи-эфемероиды весьма характерны для аридных, в том числе и пустынных областей. Туидиевый мох в своем распространении заходит в более северные районы, а также встречается в южных горах, где он может развиваться как длительновегетирующее растение. Поэтому наличие у него летней депрессии в вегетации в условиях луговой степи свидетельствует о специфичности экологической обстановки последней; это заметно отличает растительность луговой степи от лугового типа растительности.

Близкими к полуэфемероидам являются и некоторые двудольные растения. В годы с недостаточным увлажнением они сильно страдают от засухи — часть листьев отмирает, а цветение сокращается до минимума. Сюда относятся: *Orobus pannonicus*, *Filipendula hexapetala*, *Linum perenne*, *Potentilla recta*, *Ranunculus polyanthemus*, *Veronica austriaca*, *V. prostrata*. Особенно резко реагирует на засуху довольно поздно цветущая *Filipendula hexapetala*. В сухие годы ее аспект выпадает. Сходные данные приводятся Н. С. Камышевым (1958) для условий Каменной степи.

Из среднекорневых растений к группе полуэфемероидных относятся: *Achyrophorus maculatus*, *Dianthus andrzejowskianus*, *Melandrium album*, *Trifolium pratense*, *Geranium sanguineum*, *Trifolium alpestre* и *T. montanum*, *Pulsatilla patens*.

4. Геоэфемероиды — многолетние растения с отмирающими в начале или середине лета надземными побегами и более не возобновляющие своей вегетации (см.: Поплавская, 1948) — *Allium oleraceum*, *Gagea erubescens*, *Hyacinthella leucophaea*, *Pedicularis kaufmannii*, *Ranunculus illyricus*, *R. pedatus*.

5. Полупаразиты — однолетние (*Rhinanthus major*, *Melampyrum cristatum*) и многолетние (*Thesium ramosum*).

Присутствие многочисленных коротковегетирующих растений показывает, что наряду с сохранением живой надземной массы в составе растительности луговой степи происходит также значительное отмирание надземных побегов и листьев растений, а значит и их выпадение из сферы ассимиляции растительности. Поэтому установившееся представление об отсутствии летнего перерыва в вегетации в луговых степях (Алехин, 1909, 1934, 1951; Шалыт, 1950; Зозулин, 1955) должно быть дифференцировано. Весьма показательно, что некоторые заведомо мезофильные лесо-луговые длительно вегетирующие растения изменяют свое развитие в условиях луговой степи и ведут себя как эфемероиды с летним перерывом вегетации.

В этом отношении луговые степи заключают в себе некоторые признаки луговой и южностепной растительности, а их совокупность представляет нечто своеобразное и неповторимое, составляющее эколого-биологическую особенность луговой степи.

Длительновегетирующими являются все глубококорневые, если не считать двулетнего монокарпика козлобородника восточного, и большинство среднекорневых (за исключением указанных выше растений полуэфемероидного или близкого к нему типа). Многие длительновегетирующие растения характеризуются мезоморфной структурой и, в частности, развитием широких листьев, высокими побегами и т. д.; это служит поводом для трактовки растительности луговой степи в качестве остепненного луга и отнесения ее к луговому типу растительности. Но при этом не принимается во внимание, что условия развития многих мезофитов луговой степи не сравнимы с условиями развития их на типичных лугах лесной зоны. Существование их здесь определяется наличием глубокой корневой системы, благодаря которой они не испытывают недостатка влаги, потребляя ее из горизонта постоянного увлажнения.

Глубококорневыми или среднекорневыми являются и длиннокорневищные злаки мезофильного склада: *Bromus inermis*, *Agropyrum repens*, *Calamagrostis epigeios*, развитию которых в степи, особенно при некошении, незаслуженно придается столь большое значение для обоснования луговой природы Стрелецкой степи. Между тем, костер безостый, которому отводится в этих построениях главная роль, представлен в пределах своего ареала географически определенными экотипами (Жеребина, 1931; Смирнов, 1945; Колпков, 1950). В условиях Стрелецкой степи распространены формы, близкие к степному экотипу, отчасти к лесостепному, но отнюдь не к группе луговых костров. Поэтому его процветание в Стрелецкой степи может лишь свидетельствовать о развитии типичной лесостепной или степной формы, гармонирующей в своих приспособительных чертах с особенностями экологических условий луговой степи и не дает абсолютно никакого повода для отнесения растительности Стрелецкой степи к луговому типу.

Следовательно, нельзя рассматривать корневищные злаки как преходящую фазу развития растительности или как наиболее конкурентноспособную фракцию, вытесняющую ковыли. Взаимоотношения длиннокорневищных злаков и ковылей в данных условиях находятся в состоянии закономерного подвижного равновесия, при котором ни та, ни другая группа не имеет решительных преимуществ и, следовательно, не может и вытеснить одна другую. Надо заметить, что по глубине корневых систем длиннокорневищные широколистные злаки и ковыли равноценны (рис. 3).

Длительновегетирующие виды зарегистрированы и среди мелкокорневых растений. Заслуживают внимания в первую очередь виды с удлиненными побегами или длинными относительно широкими листьями, каковы *Anthericum ramosum*, *Antitoxicum officinale*, *Helichrysum arenarium*, *Iris aphylla*, *Polygonatum officinale*, *Sedum telephium*, *Veratrum nigrum*, *Veronica incana*, *V. spicata*.

Все это несомненно различные формы ксерофитов, конкретизация которых возможна путем постановки соответствующих физиологических исследований. Другие длительновегетирующие растения имеют карликовые размеры надземных частей в виде приземных розеток, дерновинок, ползучих побегов, благодаря чему они, видимо, и способны переносить недостаток почвенной влаги в середине вегетационного периода. К ним относятся: *Carex humilis*, *C. michelii*, *Festuca sulcata*, *Fragaria viridis*, виды *Hieracium*, *Leontodon autumnalis*, *L. hispidus*, *Plantago lanceolata*, *P. media*, *Potentilla alba*, *P. patula*, *Viola hirta* и др.

Что касается ритмов цветения, то, естественно, у коротковегетирующих растений оно приурочено к весеннему и раннелетнему периодам. У группы длительновегетирующих растений (мелко-, средне- и глубококорневых) период цветения весьма разнообразен и падает на самые различные сроки — от ранневесеннего (*Adonis vernalis*) до позднелетне-раннеосеннего (*Artemisia*, *Aster amellus* и др.). Как правило, глубококорневые растения имеют сравнительно поздние сроки цветения, впрочем, с некоторыми исключениями. Это обстоятельство указывает на то, что ритмы цветения весьма консервативны и обусловлены эколого-историческими причинами. Реше-

ние проблемы аспектов, как справедливо отмечает Камышев (1939, 1949, 1958), следует искать в историческом прошлом растений.

Таким образом, на основе приведенных данных можно заключить, что в составе растительности Стрелецкой степи наблюдается чрезвычайно большое разнообразие экологических типов и жизненных форм растений. Наряду с типичными мезофитами встречаются различные формы ксерофитов. Весьма разнообразны биоморфологические особенности в строении корневых систем и характере использования почвенной влаги и минеральных солей. По этому признаку растительность луговой степи отличается как от лугов лесной зоны, так и от южных степей.

Необходимо расширить в характеристике луговых степей и число видов «перекати-поле». К ставшим уже тривиальными *Gypsophila paniculata* (исчезнувшей под влиянием покоса) и *Trinia multicaulis* следует добавить весьма обычные виды «перекати-поле»: *Asparagus officinalis, Falcaria vulgaris, Bupleurum falcatum, Peucedanum lubimenkoanum*. По этому признаку луговые степи наследуют характерную жизненную форму южных степей.

О специфичности экологических условий развития растительности луговой степи говорит также факт образования при некосимом режиме громадного количества мертвых растительных остатков — до 100 ц на гектар (Семенова-Тян-Шанская, 1960; Семенова-Тян-Шанская и Никольская, 1960). По данным этих авторов, ежегодное нарастание растительной массы на нескашиваемых участках степи превышает количество разлагающихся мертвых остатков, что обусловливает прогрессивный рост массы ветоши и подстилки. Подобное явление для лугов неизвестно, оно не имеет места и на некосимых лугах заповедника, развивающихся по дну сравнительно сухих логов, представленных лисохвостной, разнотравно-злаковой, луговоовсяницево-луговомятликовой и другими ассоциациями.

Для луговых степей можно констатировать целый ряд видов, у которых в данных условиях наблюдается близкое совмещение экологического оптимума с оптимумом физиологическим, благодаря чему они достигают максимального обилия, севернее же и южнее их обилие резко идет на убыль. Во избежание недоразумений следует подчеркнуть, что это не флорогенетическая группа, а скорее всего биолого-географическая, которая определяет некоторую флористико-фитоценологическую особенность зонально обусловленного типа растительности (в данном случае особенность растительности европейской луговой степи). К этой группе мы относим следующие виды: *Acinos thymoides, Adonis vernalis, Filipendula hexapetala, Iris aphylla, Pedicularis kaufmannii, Potentilla alba, P. humifusa, Pulsatilla patens, Scorzonera purpurea, Senecio integrifolius, Serratula heterophylla, Salvia pratensis, Tragopogon orientale, Trifolium alpestre, T. montanum, Viola hirta*, и др. Наконец, и это самое важное, весь строй растительности Стрелецкой степи определяется специфическими почвенно-климатическими факторами, в том числе особенностями мощных черноземов и их водного режима, не имеющими близких аналогов ни к северу ни к югу от лесостепной зоны. Мощные черноземы представляют ярчайший феномен самобытности природных условий лесостепи. Это они аккумулировали, концентрировали и олицетворили особенности прошлой истории природы лесостепи, определив неповторимые черты ее биогеоценозов, в том числе и оригинальность растительного покрова.

Следствием значительных колебаний количества выпадающих осадков по годам и разнообразия биоморфологических типов растений, населяющих Стрелецкую степь, является исключительная выраженность разногодичной изменчивости ее растительности. Знание глубины проникновения корней в почву, влагообеспеченности и биологических свойств растений

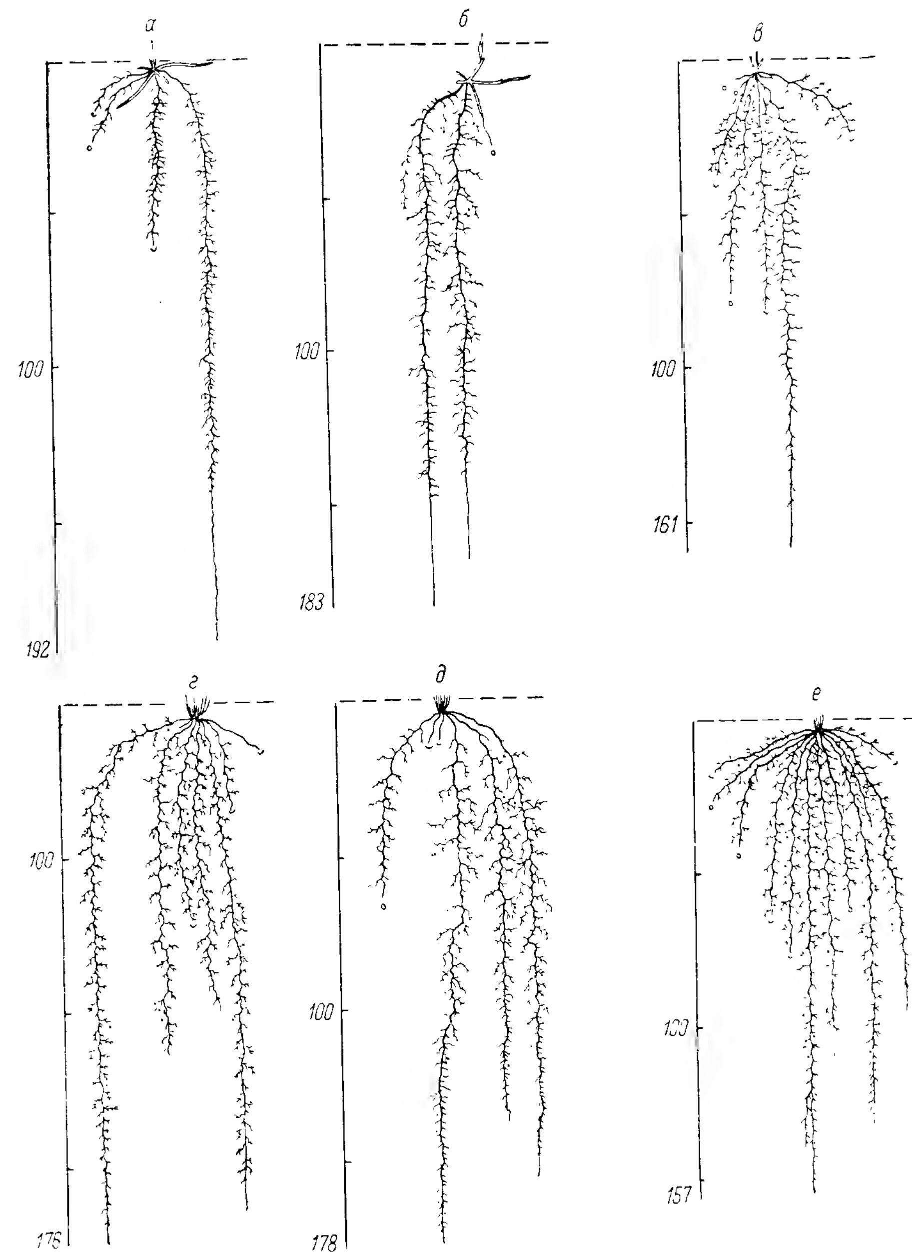


Рис. 3 Корневые системы некоторых корневищных злаков и ковылей, произрастающих на Стрелецкой степи.

а — *Agropyrum repens*; *б* — *Bromus inermis*; *в* — *Agropyrum intermedium*; *г* — *Stipa stenophylla*; *д* — *Stipa pennata*; *е* — *Stipa dasyphylla*. Условные обозначения те же, что на рис. 2.

создает возможность прогнозирования разногодичной изменчивости растительности в связи с погодными условиями.

Изложенные факты, соображения и выводы, по нашему мнению, определенно указывают на то, что луговая степь отличается целым рядом эколого-биологических особенностей, по которым ее нельзя сблизить ни с лугами, ни с южными степями. Она, очевидно, представляет зонально обусловленный элемент специфического лесостепного типа растительности. В анализе и оценке луговых степей надо исходить из того, что лесостепь представляет особую зону, равноправную со степной и лесной зонами. Такой взгляд на лесостепь уже давно разрабатывается географами (Мильков, 1950, и др.). Он обязывает подходить к изучению растительности лесостепи с точки зрения познания ее качественно-определенных признаков как следствия самобытности (автохтонности) исторического развития и результата воздействия современных условий. Выяснение эколого-биологических особенностей растительности луговой степи как зонально обусловленного элемента растительного покрова центральной лесостепи и составляло основную задачу настоящей статьи.

Постановка и разрешение вопросов в этом направлении имеют не только теоретическое, но и большое практическое значение, особенно в правильном природно-сельскохозяйственном районировании, в оценке кормовых растений с точки зрения пригодности их для данных условий и других мероприятиях.

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В. (1909). Очерк растительности и ее последовательной смены на участке «Стрелецкая степь» под Курском. Тр. СПб. общ. естествоисп., 40, отд. бот., 1. — Алехин В. В. (1924). Зональная и экстразональная растительность Курской губернии в связи с разделением губернии на естественные районы. Почвовед., 1—2. — Алехин В. В. (1934). Центрально-Черноземные степи. — Алехин В. В. (1935). Проблема фитоценоза и некоторые новые фактические данные. Уч. зап. Моск. гос. унив., 4. — Алехин В. В. (1951). Растительность СССР в основных зонах. — Амелин И. С. (1951). Корневые системы растений пустынь Средней Азии. Сб. научн. трудов Львовск. гос. вет.-зоотехн. инст., 4. — Афанасьева Е. А. (1947). Происхождение, состав и свойства мощных черноземов Стрелецкой степи. Тр. Почв. инст. АН СССР, 25. — Афанасьева Е. А. (1958). Черноземы Стрелецкой степи. — Байтулин И. О. (1959). Зависимость развития корневой системы псаммофитов от длины вегетационного периода и свойств почво-грунта. Уч. зап. Алма-Атинск. пед. инст. им. Абая, 10, сер. естеств.-географич. — Бейдеман И. Н. (1949). Роль растительного покрова в водно-солевом режиме почв. Почвовед., 7. — Бейдеман И. Н. (1953). Эколого-биологические основы смен растительного покрова (на примере низменности восточного Закавказья). Бот. журн., 4. — Белостоков Г. П. (1959). Материалы к изучению корневых систем полупустыни. Изв. АН Каз. ССР, сер. бот. и почвовед., 1 (4). — Благовещенский Э. Н. (1958). Водный режим почвогрунтов в пустынях Средней Азии. Тр. АН Тадж. ССР. Инст. почвовед., мелиорац. и ирригац., 38. — Большаков А. Ф. (1959). Влияние двучленности наноса на водный режим мощных черноземов. Почвовед., 7. — Борисова И. В. (1960). Основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов Северного Казахстана. Бот. журн., 1. — Высоцкий Г. Н. (1915). Ергеня. Культурно-фитологический очерк. Тр. Бюро по прикл. бот., 8, 10—11. — Герцык В. В. (1957). Некоторые данные о роли осадков вегетационного периода в пополнении запаса влаги в почве. Тр. Центр.-Черноземн. госзаповедн., 4. — Голубев В. Н. (1957). Материалы к эколого-морфологической и генетической характеристике жизненных форм травянистых растений. Бот. журн., 7. — Голубев В. Н. (1960а). К эколого-морфологической характеристике жизненных форм травянистых растений лесостепи Западной Сибири. Бот. журн., 7. — Голубев В. Н. (1960б). К морфолого-генетической характеристике клубневых растений. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 65, 5. — Горшкова А. А. (1954). Материалы к изучению степных пастбищ Ворошиловградской области в связи с их улучшением. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3. Геоботаника, 9. — Гурский А. В. (1934). Экологические черты лёссовых полупустынь Западного Копет-Дага. Сов. субтропики, 3. — Гурский А. В. (1945). Несколько слов о степях, полупустынях и пустынях. Бот. журн., 6. — Дохман Г. И. (1956). Опыт фитоценологической трактовки генезиса северных степей. Сб: Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. — Жеребина З. Н. (1931). Опыт ботанико-агрономического

изучения костра безостого (*Bromus inermis* Leyss.) Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 25, 2. — Зозулин Г. М. (1955). Взаимоотношения лесной и травянистой растительности в Центрально-Черноземном госзаповеднике. Тр. Центр.-Черноземн. госзаповедн., 3. — Зозулин Г. М. (1958). К вопросу о путях и направлении эволюции жизненных форм растений. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 63, 6. — Зозулин Г. М. (1959). Подземные части основных видов травянистых растений и ассоциаций плакоров средне-русской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова. Тр. Центр.-Черноземн. госзаповедн., 5. — Зозулин Г. М. и В. Н. Голубев. (1960). Библиография опубликованных работ, выполненных в Центрально-Черноземном заповеднике. Тр. Центр.-Черноземн. госзаповедн., 6. — Казакевич Л. И. (1922). Материалы к биологии растений Юго-Востока России. Изв. Саратовск. обл. с.-х. опытн. ст., 3, 3—4. — Камышев Н. С. (1939). О происхождении степных аспектов. Юбил. сб.: XX лет Воронежск. унив. — Камышев Н. С. (1959). Аспекты Хреновской степи и их происхождение. Тр. Воронежск. гос. унив., 15. — Камышев Н. С. (1958). Фенология Каменной степи и проблема происхождения степных аспектов. Тр. Воронежск. гос. унив., 45, 3. — Колпиков М. С. (1950). Костер. Руководство по апробации сельскохозяйственных культур. 4. Кормовые растения. — Колосов И. И. (1953). Поглотительная деятельность корней и ее связь с условиями среды и жизнедеятельностью растения. Автореф. докт. диссерт., М. — Константинова А. Г. (1954). Корневые системы некоторых растений эфемеровой пустыни предгорий Копет-Дага и их распределение в связи с водным режимом почвы. Тр. Инст. биолог. АН Туркм. ССР, сер. бот., 1. — Коровин Е. П. (1958). Биологические формы и потребность в воде растительных видов аридной зоны. Тр. Среднеазиатск. гос. унив., нов. сер., 136. — Красовская И. В. (1929). Новое в изучении корневой системы растении. Сб.: Достижения и перспективы в области прикл. бот., генет. и селекц. — Кузьмин С. Н. (1930). Водный баланс и засухоустойчивость растений Аншерона в связи с особенностями строения их корневой системы. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 23, 2. — Культиасов М. В. (1925). Материалы по изучению испарения и корневой системы сообщества весенних эфемеров. Бюлл. Среднеазиатск. гос. унив., 10. — Лавренко Е. М. (1959). Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. Полевая геоботаника, 1. — Лебедев А. Ф. (1936). Почвенные и грунтовые воды. — Мильков Ф. Н. (1950). Лесостепь Русской равнины. Опыт ландшафтной характеристики. — Нечаева Н. Т. (1958). Динамика пастбищной растительности Кара-Кумов под влиянием метеорологических условий. — Оловянникова И. Н. (1958). Взаимоотношения древесной и травянистой растительности в лесных насаждениях на южных черноземах Балашовской области. Тр. Инст. леса АН СССР, т. 43. — Петров М. П. (1933). Корневые системы растений песчаной пустыни Кара-Кум, их распределение и взаимоотношения в связи с экологическими условиями. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. 1, системат., географ. и эколог. раст., 1. — Петров М. П. (1935). Развитие корневых систем кустарников песчаной пустыни Кара-Кум. Пробл. растениеводческ. освоен. пустынь, 4. — Понятовская В. М. (1952). Стационарное изучение травянистых сообществ лесного пояса южной Киргизии. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 8. — Поплавская Г. И. (1948). Экология растений. — Рачковская Е. И. (1956). Подземные части растительных сообществ такыров и пустынных полукустарничков юго-западной Туркмении. Сб.: Такыры Зап. Туркмении и пути их сельскохоз. освоения. — Роде А. А. (1952). Почвенная влага. — Роде А. А. (1955). Почвоведение. — Роде А. А. (1956). Водный режим почв и его типы. Почвовед., 4. — Свешникова В. М. (1944). Водный режим почв и корневая система растений Восточного Памира. Изв. Тадж. ФАН СССР, 7. — Свешникова В. М. (1952). Корневые системы растений Памира. Тр. Инст. бот. АН Тадж. ССР, 4. — Свешникова В. М. (1955). О корневых системах эфемеров и эфемероидов в Кара-Кумах. Тр. Репетекск. песчано-пустынн. ст. АН Туркм. ССР, 3. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1960). Динамика накопления и разложения мертвых растительных остатков в лугово-степных и луговых ценозах. Бот. журн., 9. — Семенова-Тян-Шанская А. М. и Н. И. Никольская. (1960). Состав и динамика надземной массы травостоев в степях и на лесных полянах Центрально-Черноземного заповедника. Тр. Центр.-Черноземн. госзаповедн., 6. — Скрипка П. А. (1953). Корневые системы травянистой и древесной растительности нижнеднепровских песков. Землеел., 7. — Скрипка П. А. (1955). О корневой системе некоторых представителей естественной и культурной растительности нижнеднепровских песков в связи с углублением корнеобитаемого слоя. Научн. тр. Украинск. н.-и. ст. виноградарства и освоения песков, 5. — Смирнов В. А. (1945). Костер безостый. Диссерт., г. Пушкин. — Советкина М. М. (1929). Наблюдения над эфемерной растительностью в Голодной степи. Сб. Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. — Сохадзе М. Е. (1951). Морфологические типы корневых систем в основных бородачевых фитоценозах. Сообщ. АН Груз. ССР, 12, 3. — Шалыт М. С. (1950). Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов, 1. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 6. — Шалыт М. С. (1955). Система жизненных форм степных

растений. Уч. зап. Таджикск. унив., 6. 1. — Ш а л ы т М. С. (1960). Эфемерные корни и их значение. Тр. Первой конференц. преподават. биолог., сельскохоз. и химич. дисциплин пед. инст. УССР. — Ш а л ы т М. С. и А. А. К а л м ы к о в а. (1935). Корневая система растений в основных почвенных типах Украины. Бот. журн. СССР, 4. — C a n n o n W. A. (1911). The root habits of desert plants. Carnegie Inst. Washington. 131. — W e a v e r J. E. (1919). The ecological relations of roots. Carnegie Inst. Washington. 286. — W e a v e r J. E. (1920). Root development in the grassland formation. Carnegie Inst. Washington. 292.

Центрально-Черноземный
государственный заповедник
им. В. В. Алехина,
Стрелецкий район
Курской области.

A CONTRIBUTION TO THE ECOLOGO-BIOLOGICAL KNOWLEDGE OF THE VEGETATION OF THE MEADOW STEPPES (AS ILLUSTRATED BY THE EXAMPLE OF THE STRELETZKAYA STEPPE NEAR KURSK)

BY. V. N. Golubev

SUMMARY

The article comprises the results of the studies in the morphology of root systems, the depth of their penetration into the soil and the character of the vegetative growth of the components of the meadow steppe and their relationship with the dynamics of the precipitation and with the water regime of the thick chernozem layers.

The main biomorphological types of plants are established and some considerations are stated about the phytocoenological peculiarity of the vegetation of the meadow steppe representing a zone-determined element of the forest-steppe type of vegetation.

ТОМ 47 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1962, № 1

Н. И. Черепанова

ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ВИДОВ *CHAETOMIUM* Kunze ex Fr.

(Получено 25 V 1960)

Виды рода *Chaetomium* представляют собой своеобразную группу грибов, требующую большого внимания при изучении их в целях систематики.

Основной характерной чертой видов этого рода является наличие на поверхности перитециев придатков двух типов — боковых, чаще всего прямых, и вершинных, которым придается большое систематическое значение.

Вершинные придатки могут быть прямыми (как например, у *Ch. affine* [Corda] Bain), волнистыми и неразветвленными (*Ch. globosum* Kunze и др.), спиральными по всей длине (*Ch. spirale* Zopf и др.), спиральными на вершине (*Ch. murorum* Corda и др.), дихотомически разветвленными (*Ch. elatum* Kunze, *Ch. funicolum* Cooke и т. д.). Другой характерной особенностью этого рода, отличающей его от других родов, является наличие у основания перитециев пучка довольно твердых коричневых гиф различной длины, которым Цопф (Zopf, 1881) дал название «ризоидов». Они служат для прикрепления перитециев к поверхности субстрата.

Наконец, наличие сплюснутых одноклеточных окрашенных спор — важнейший признак рода — служил для многих микологов источником путаницы в систематике всего рода *Chaetomium*, ибо в зависимости от положения спор на препарате (Сергеева, 1954) размеры их существенно меняются, что принималось некоторыми авторами за их варьирование (Chivers, 1915). Одноклеточные коричневые споры развиваются или в булавовидных, или в цилиндрических сумках, которые, как правило, вскоре ослизняются. Отсутствие парафиз является также характерным признаком рода в целом.

Разграничение видов *Chaetomium* основано на строении вершинных придатков, на размерах и форме плодовых тел, характере спор и т. д. Однако чаще всего сравнительной диагностической оценки всех этих морфологических признаков в их совокупности и взаимной связи не проводилось. Нередко те или иные отклонения в морфологии от приводимого автором оригинального описания вида вызвано влиянием определенных внешних условий или индивидуальной изменчивостью; между тем, не имея необходимых данных по этому вопросу, мы склонны придавать этим отклонениям видовое значение. Трудности классификации в пределах рода *Chaetomium* объясняются прежде всего незнанием амплитуды изменчивости тех или иных морфологических признаков, положенных в основу выделения вида; кроме того, это можно объяснить часто довольно резким

отличием в морфологии молодых и вполне зрелых организмов одного и того же вида, на что впервые указывал в своей монографии Цопф (l. c.), предостерегая от опасности принять иногда за самостоятельные виды незрелые формы одного и того же вида.

Единственной работой по изменчивости некоторых видов р. *Chaetomium* является исследование Чуди (Tschudy, 1937). Но и в этой работе рассматривается только изменчивость строения вершинных придатков и совершенно не обращается внимание на внутреннее содержимое плодового тела (сумки и споры). Ставя перед собой цель проанализировать диагностическое значение морфологических признаков у некоторых видов *Chaetomium*, мы пытались найти ответы на следующие вопросы:

1. Изучить развитие каждого взятого нами гриба, акцентируя внимание на его возрастной изменчивости.

2. Изучить степень изменчивости морфологических признаков в зависимости от изменения внешних условий и выяснить: а) насколько постоянен тот или иной характер вершинных придатков и как они изменяются в различных условиях среды; б) насколько константны характер сумок и спор, их величина и форма; в) имеет ли значение для систематики видов *Chaetomium* размер ризоидов; г) постоянны ли характер боковых придатков и окраска общего пучка вершинных придатков.

Нами исследованы *Chaetomium globosum* Kunze и *Ch. megalocarpum* Bain. (с волнистыми вершинными придатками) и *Ch. murorum* Corda (со спиральными вершинными придатками).

Chaetomium globosum Kunze, Mycologische Heft, № 1 : 15. 1817.

Этот вид гриба очень широко распространен, он поселяется на семенах различных сельскохозяйственных растений и на гниющих растительных остатках. Наш экземпляр данного вида был высеян с гниющего стебелька хмеля (*Humulus lupulus*) на различные искусственные питательные среды и естественные субстраты с целью изучения его морфологической изменчивости в зависимости от различных внешних условий. Этот вид нас интересовал потому, что разными авторами он трактовался различно. Первоначальное описание *Ch. globosum*, данное Кунце (Kunze, 1817), положило начало изучению нового рода. Отсутствие четкого диагноза и ясного изображения привело к тому, что в 1881 г. Цопф описывает новый вид — *Ch. kunzeanum*, который явился синонимом *Ch. globosum*. Цопф для своего вида приводит довольно крупные размеры спор (11—13×8—9 μ). Чиверс (1915) восстанавливает название *Ch. globosum*, но вкладывает в него иное содержание. По Чиверсу, *Ch. globosum* объединен с такими видами, как *Ch. affine*, *Ch. megalocarpum* и рядом других видов, по-видимому, на основании несколько сходного строения вершинных придатков. А что касается спор, то Чиверс признавал у них способность широкого варьирования в пределах 9.5—13×6.3—9.5 μ.

Иную трактовку *Ch. globosum* мы находим в последней монографии канадских микологов Сколко и Гровс (Skolko a. Groves, 1953), которые, считая его довольно варьирующим видом, указывают, однако, что размеры спор колеблются лишь в пределах 8—9.5×6—8 μ.

Все эти данные показывают, что требуется тщательное изучение *Ch. globosum*, чтобы решить, насколько изменчив этот вид.

Исследование морфологической изменчивости *Ch. globosum* проводилось нами в различных условиях питания, температуры и влажности субстрата (табл. 1). Из этой таблицы видно, что не во всех условиях гриб развивал свои плодовые тела. В отдельных случаях *Ch. globosum* оставался в стадии вегетативного роста.

Гриб в начале своего развития образует чисто белый мицелий, то стелющийся (на синтетических средах с углеводами как источником питания), то очень пышный (на стеблях различных травянистых растений). Вегетативный рост гриба протекает определенный промежуток времени в зависимости от характера внешних условий, и при благоприятных условиях питания он приступает к формированию перитециев. В начальной фазе своего развития плодовые тела очень мелкие, до 100—130 μ в диаметре, с тонкой, однослойной оболочкой паренхиматического строения. Придатки в этой фазе развития плодовых тел еще не дифференцированы, они окружают всю поверхность плодового тела; на вершине эти прямые придатки длиннее, чем с боков и у основания. С увеличением размеров плодового тела до 180—200 μ в диаметре у вершинных придатков наряду с увеличением их количества и длины отмечается появление некоторой изогнутости, которая еще не имеет волнистости, и лишь при достижении величины 280—300—320 μ перитеций приобретает вполне зрелый, типичный вид.

ТАБЛИЦА 1

Изменчивость морфологических признаков у *Chaetomium globosum* Kunze в различных условиях

	Условия выращивания	Размер перитециев (в μ)	Характер придатков	Длина ризоидов (в μ)	Размер сумок (в μ)	Размер спор (в μ)	Толщина придатков (в μ)
Среда Леонина	L			Мицелий			
	2L	200	Прямые, слегка изогнутые	80	Нет	Нет	4
	$\frac{L}{2}$			Мицелий			
Среда Кнопа с агаром	С мальтозой	250—300	Волнистые	100	40—41×20	12×10.5	4.2
	С глюкозой	350—300	»	20	40—42×20	14.7×10.5	4.5
	С сахарозой	300—320	»	100	31.5×22	12.5×10.5	4.2
	С лактозой	320—300	»	80—100	42×21	12.5×10.5	4.5
	С левулезой	300	»	80	42×21	13×10.5	4.5
	С аспарагином			Мицелий			
	С пептоном			Мицелий			
	С $NaNO_3$	320	Волнистые и разветвленные	80—100	42—46×20	12.6×10.5	4.5
Стебли донника	t° = 24—26	325	Волнистые	120	Нет	Нет	4.2
	t° = 10—12	320	Волнистые и разветвленные	До 150, пленка	42—45×21	13.5×10.5	4.2
Среда Леонина	pH = 7.3	250—300	Волнистые	80—100	Нет	Нет	4.2
	pH = 7.8			Мицелий			
	pH = 8.2			Мицелий			
Стебли донника	Влажность > N	300	Волнистые	100	42—50×19—21	12.6×10.5	4.5
	Влажность < N	300	»	120	42×20	12.6×10.5	4
	Влажность N	300	»	Пленка	45×22	13×10.5	4.5
	Стебли ежи сборной	320	Волнистые и разветвленные	120	45×20	12.5×10.5	4.2
	Стебли мятлика	300	»	80—100	45×20	13.5×10.5	4.2
	Стебли пырея	320	Волнистые	100	50×20	12.6×10.5	4.5
	Стебли душистого колоска	250—300	»	150	42—50×19—22	12.6×10.5	4

Примечание. L, 2L, $\frac{L}{2}$ — среда Леонина соответственно с ординарной, удвоенной и уменьшенной вдвое концентрацией питательных веществ; > N, < N, N — влажность субстрата соответственно выше нормы, ниже нормы и нормальная; в тех случаях, когда температура не указана, гриб выращивался при комнатной температуре (18—20°).

Созревание содержимого плодовых тел — сумок и спор — может иметь место на разных фазах формирования перитеция (иногда при недоразвитых придатках), что определяется внешними условиями. Так, при развитии на стерильных ветвях донника, у *Ch. globosum* можно обнаружить вполне зрелые споры уже в перитециях размера 200 μ, когда их придатки еще не завершили своего формирования; на стебельках же душистого колоска созревание спор отмечается лишь в стадии вполне сформировавшегося перитеция (300 μ). В условиях повышенной температуры (24—26°) развиваются внешне вполне зрелые плодовые тела с типичными для *Ch. globosum* придатками, но оказывающиеся стерильными. На синтетических средах с углеводами в качестве источника питания гриб развивает очень пышный пучок вершинных гиф, которые не волнисты, как у вполне зрелых перитециев, а лишь слегка изогнуты, хотя размер плодовых тел уже достигает 300—320 μ. Сумки и споры в этих условиях также являются вполне зрелыми. Здесь наблюдается задержка в формировании придатков, а не содержимого перитеций. В зависимости от того, на какой среде и в какой фазе формирования перитециев и их придатков собран гриб, можно прийти к разным, часто неправильным выводам об отношении его к *Ch. globosum*. Таким, в частности, мы склонны считать вывод Чуди (1937) об идентичности видов *Ch. globosum* и *Ch. affine*, которые на некоторых средах оказались морфологически мало отличимы. Возможно, что форма *Ch. globosum*, у которой наблюдалась задержка в формировании вершинных придатков, и была принята этим автором за *Ch. affine* с почти прямыми придатками. Правда, у данного вида возрастная изменчивость выражена несколько слабее, чем у других видов этого рода, однако и здесь следует о ней помнить при систематических исследованиях.

Анализ морфологической изменчивости признаков у *Ch. globosum* показал, что данный вид не является широко варьирующим; основные его признаки относительно постоянные, наследственно закреплены. Вершинные придатки лишь изменяют степень волнистости, варьируя от более волнистых в условиях повышенной влажности до слегка волнистых при недостаточном увлажнении субстрата. Это также определяет компактность или раскидистость пучка придатков. Но ни в одном случае нами не было отмечено образования спирали у вершинных придатков. В ряде случаев (на стеблях донника при 10—12°, на стеблях ежи сборной и мятлика, и на среде с $NaNO_3$) отмечалось ветвление волнистых вершинных придатков. Обнаружить подобное ветвление представляет значительную трудность из-за густого переплетения придатков, в силу чего за ветвление можно принять наложение одного придатка на другой. Однако в данном случае ветвление вершинных придатков было явным; возможно, что на него не обращали внимания прежние авторы. Придавать систематическое значение этому признаку, нам кажется, не следует, так как он встречается не во всех случаях и, следовательно, у данного вида не является постоянным, наследственно закрепленным, как например, у *Ch. megalocarpum*. Кроме того, и при наличии ветвления вершинных придатков облик *Ch. globosum* сохраняется благодаря всем прочим морфологическим признакам.

«Ризоиды» у этого вида в основном имеют одинаковую степень развития почти на всех исследованных средах; исключение составляют культуры на стеблях душистого колоска, где «ризоиды» увеличиваются в длину почти в два раза, а также на стеблях донника, где гифы, переплетаясь между собой и с поверхностными тканями субстрата, образуют тонкую пленку, поддерживающую плодовое тело. Очевидно, образование такой пленки обусловлено твердостью, плотностью субстрата, на котором выращивался гриб.

Сумки у *Ch. globosum* сохраняли при всех исследованных воздействиях булавовидную форму; некоторые изменения в размерах их утолщенной части объясняются, очевидно, различной степенью зрелости сумок. Нужно сказать, что постепенное развитие булавовидных сумок протекает сходно у всех изученных нами видов. Сперва сумки на очень длинных ножках располагаются веерообразно вокруг бесплодной ткани; утолщенная часть сумки, где происходит формирование спор, вначале очень незначительно отличается от ножки, так что сумка имеет почти цилиндрическую форму. Затем, по мере формирования спор, утолщенная часть несколько увеличивается, а ножка сумки сокращается в длину; в этот момент сумка отрывается от подсумочной клетки и ее легко измерить. Увеличение утолщенной части сумки и уменьшение ее ножки продолжается вплоть до окончательного созревания спор, после чего наступает ослизнение всей сумки. В зависимости от того, в какой момент было произведено измерение сумки, данные об ее размерах будут несколько иными.

Относительно постоянства формы и размеров спор, как мы уже указывали, существуют различные точки зрения. Следует, однако, подчеркнуть, что это очень стойкие морфологические признаки, имеющие существенное систематическое значение. Самое большое отклонение в их размерах, отмеченное нами, составляло всего лишь 1—1.5 μ. Таким же постоянным морфологическим признаком мы склонны считать окраску общего пучка вершинных придатков. Во всех изученных нами условиях гриб развивает перитеции с придатками мышино-серого цвета; эта окраска не изменяется так же и с возрастом.

Итак, анализ морфологических признаков *Ch. globosum* привел нас к выводу, что он, в противоположность мнению некоторых авторов, является вполне самостоятельным, довольно постоянным видом. Решающее значение при его оценке и сравнении с другими видами следует придавать форме и размерам спор, окраске плодовых тел, волнистости (а не ветвлению) вершинных придатков наряду с такими признаками, как толщина и инкрустация придатков, размеры плодовых тел и сумок.

Близким к *Ch. globosum*, но также вполне самостоятельным видом, является *Ch. megalocarpum*.

Chaetomium megalocarpum Bainier, Monogr. des *Chaetomidium* et des *Chaetomium*, 1910.

Этот вид был описан французским микологом Бенье в 1910 г. Но уже через 5 лет Чиверс (1915), отрицая его самостоятельность, объединяет его с *Ch. globosum*, основываясь главным образом на сходстве общего облика пучка вершинных придатков, причем делает это механически, так как образцов *Ch. megalocarpum* он не видел. И только совсем недавно К. С. Сергеева (1954) приходит к выводу о самостоятельности *Ch. megalocarpum* и восстанавливает этот вид.

Имея в своем распоряжении живой материал *Ch. megalocaprum*, полученный из Лаборатории микологии им. А. А. Ячевского Всесоюзного института защиты растений, мы могли изучить его морфологическую изменчивость под влиянием различных внешних условий и сравнить с *Ch. globosum*, с которым его объединил Чиверс.

Изучение истории развития *Ch. megalocarpum* показало, что процесс формирования вполне зрелого перитеция проходит у него, как, впрочем, и у всех других видов этого рода, в несколько этапов. Наиболее молодые перитеции данного вида (100×80 μ) имеют небольшое количество простых, неразветвленных и прямых придатков, но уже инкрустированных. Сумок и спор на этом этапе формирования перитеция никогда не отмечалось. Затем, по мере роста плодового тела (до 150×100 μ) изменяются и придатки, которые на вершине перитеция становятся изогнутыми; количество их значительно увеличивается. Здесь уже легко различить оставшиеся прямыми боковые придатки, «ризоиды» и созревшие внутри перитеция сумки и споры (в частности, при культивировании на стерильных стеблях донника). На этом этапе нами не было отмечено ветвление вершинных придатков. Наконец, когда перитеции достигают размера 200—250×300—320 μ, вершинные придатки приобретают вполне зрелое состояние: значительно увеличивается их пучок, ясно обнаруживается их ветвление. Отсутствие такового на предыдущем этапе развития (когда размер перитециев — 150×100 μ) не означает, что признак ветвления вершинных придатков не является характерной особенностью *Ch. megalocarpum*, так как следует учитывать возрастную изменчивость данного организма. Нахождение в природных условиях этого вида в фазе, когда перитеции снабжены еще не совсем развитыми вершинными придатками, отнюдь не может служить основанием для объединения его с видом *Ch. globosum*, ибо все другие признаки, как будет показано ниже, значительно отличают его от последнего.

Сравнительное изучение морфологической изменчивости данного гриба на различных средах проводилось нами только в фазе вполне зрелого перитеция (чтобы не впасть в ошибку и не принять возрастную изменчивость данного организма за внутривидовую изменчивость). Результаты подобного изучения сведены в табл. 2.

Характер придатков (ветвящиеся и волнистые), послуживший Бенье основанием для выделения этого гриба в самостоятельный вид, в общем, как видно из таблицы, сохраняется при всех изменениях внешней среды и на различных естественных субстратах, т. е. является наследственно закрепленным признаком. Незначительная степень его изменения, не нарушающая общего характера строения придатков, сводится лишь к большей или меньшей их волнистости. Наиболее сильно волнистость вершинных придатков выражена при развитии гриба на среде Кнопа с лактозой, тогда как при всех других условиях его культивирования отмечается лишь большая или меньшая изогнутость этих придатков. И в том и в другом случае придатки остаются разветвленными. Инкрустация придатков обнаруживается очень рано у перитециев, имеющих 80—100 μ в диаметре, и ясно выражена у вполне сформировавшихся вершинных и боковых придатков. Однако в присутствии воды придатки становятся почти совершенно гладкими.

Форма перитеция у данного гриба, несмотря на некоторую изменчивость его размеров (от 120—230 до 250—320 μ), остается овальной при всех вариациях внешних условий. Что же касается «ризоидов» и боковых придатков, то в отличие от *Ch. globosum* у *Ch. megalocarpum* те и другие подвержены значительной изменчивости. Так, повышенная влажность субстрата (стебли донника) вызывает образование очень длинных «ризоидов» у данного гриба, превышающих их обычные размеры больше, чем в 5 раз. Между тем, на агаризованной среде Кнопа с левулезой «ризоиды» почти отсутствуют, достигая в длину всего 30 μ. «Ризоиды» отсутствуют, когда перитеций погружен в агар, а также, когда он развивается в жидкой среде, где вместо них образуется очень тонкая прозрачная пленка, состоящая из гиф мицелия, переплетенных с поверхностными тканями субстрата. Длинные «ризоиды» возникают у данного

ТАБЛИЦА 2

Изменчивость морфологических признаков у *Chaetomium megalocarpum* Bain. в различных условиях

	Условия выращивания	Размер перитециев (в μ)	Характер вершинных придатков	Длина ризоидов (в μ)	Размер сумок (в μ)	Размер спор (в μ)	Толщина придатков (в μ)
Среда Леониана	L	200		Мицелий			
	2L		Почти прямые	60—80	Нет	Нет	3.5
	$\frac{L}{2}$			Мицелий			
Среда Кнопа с агаром	С мальтозой	220×230	Волнистые, разветвленные	80	—	14.7×12.6	3.5
	С глюкозой	195×230	То же	80	65×20	14.7×12.6	3.5—4
	С сахарозой	250×320	» »	100	60×18	14.7×12.6	3.5—4
	С лактозой	200×250	» »	160—80	—	14.7×12.6	3.5
	С левулезой	220×150	» »	30	—	14×11	3.5—4
	С аспарагином			Мицелий			
	С пептоном						
	С $NaNO_3$	220×250	Волнистые, разветвленные	80—100	63×17 70×21	14.7×12.6	3.5—4
Стебли донника	t° = 10—12	250×300	То же	100	—	14.7×12.6	3.5—4
Среда Леониана	pH = 7.3	120×230	» »	200	63×21	16.7×14.7	4
	pH = 7.8						
	pH = 8.2	160×260	» »	390	—	17×15.6	6
Стебли донника	Влажность > N	200×250	Слабо волнистые, разветвленные	380	—	14.7×12.6	4
	Влажность < N	200×250	Слабо разветвленные, волнистые	250	61×21	14.7×12.6	3.5
	Стебли ежи сборной	250—300× ×150—200	Волнистые, разветвленные	80	60×20	14.7×12.6	3.5—4
	Стебли мятлика	200×230	То же	120	—	14.7×15.6	3.5
	Стебли пырея	150×200	» »	80	—	14.7×12.6	3.5—4
	Стебли душистого колоска	200×250	» »	300	—	14.7×12.6	3.5—4

Примечание. Обозначения те же, что в табл. 1,

организма также в щелочной среде (pH = 7.3 и 8.2) и при недостаточной увлажненности субстрата, а также на стеблях душистого колоска. В остальных условиях развития «ризоиды» имеют средние размеры (80—120 μ длины).

В отношении такого морфологического признака, как наличие прямых боковых придатков, следует сказать, что у *Ch. megalocarpum* он тоже значительно изменяется. Такие придатки гриб развивал лишь при культивировании его на стеблях донника, помещенных в условия пониженной температуры (10—12°), на искусственных стеблях из фильтровальной бумаги при pH = 7.3 и на среде Кнопа с мальтозой. Во всех остальных случаях прямых боковых придатков гриб не развивает; отсутствие их можно объяснить тем, что они или вообще не образуются в данных условиях, или, приобретая волнистость, становятся ничем не отличимыми от вершинных придатков.

Отсутствие описания сумок в диагнозе *Ch. megalocarpum*, данном Бенье, так же, как и неточное описание спор, в значительной мере затрудняли выработку правильного представления об этом виде. Это во многом способствовало тому, что Чиверс объединил его с *Ch. globosum*. Сумки у данного вида развиваются точно так же, как это было отмечено для *Ch. globosum*, и сохраняют свою булавовидную форму почти при всех изученных изменениях условий развития. Только при питании неорганическим азотом (среда Кнопа с $NaNO_3$) наряду с сумками обычной формы возникают широко цилиндрические сумки, лишенные ножки. Впрочем, отсутствие ножки у сумок отмечается также при развитии гриба в щелочной среде на фильтровальной бумаге, — в этом случае обычная форма утолщенной части сумки сохраняется. Единичный случай появления цилиндрической формы сумки отнюдь не изменяет общей характеристики вида, имеющего правильно булавовидные сумки.

Неправильное описание Бенье формы спор у *Ch. megalocarpum* явилось основной причиной признания у этого вида их широкой изменчивости как в отношении формы, так и размеров. На эту существенную ошибку Бенье указала Сергеева (1954), подчеркивая, что автор *Ch. megalocarpum* не заметил, что споры у него сплющенные, благодаря чему их размеры и форма значительно изменяются в зависимости от положения в препарате.

В наших исследованиях форма и размеры спор обнаруживали относительное постоянство при всех условиях развития гриба, за исключением щелочной среды; здесь, наряду с нормальными спорами, отмечается наличие некоторого процента более крупных (до 17×15.5 μ при pH = 8.2).

Таким образом, размеры и форма спор могут служить самыми решающими морфологическими признаками в том случае, когда придатки еще не вполне сформировались и не приобрели ветвления.

Не менее постоянным признаком следует считать окраску перитециев (пучка придатков), — при всех изменениях внешних условий они остаются серо-зелеными.

Итак, анализ морфологической изменчивости *Ch. megalocarpum* показал, что наиболее постоянными признаками вида, а следовательно, диагностически важными, являются, прежде всего, — форма, размеры и окраска спор, форма сумок, форма и размеры перитециев, характер вершинных придатков, их окраска и толщина. Что касается «ризоидов» и наличия прямых боковых придатков, то их необходимо учитывать, однако существенного систематического значения придавать им не следует. *Ch. megalocarpum* представляет собой вполне самостоятельный вид.

Chaetomium murorum Corda, Icones fung., I : 24, Taf. VII, Fig. 293, B.

Гриб выделен в чистую культуру из гниющих стебельков злака, лежавших на поверхности почвы и помещенных в чашку Петри, на фильтровальную бумагу, смоченную водой.

Этот гриб по целому ряду морфологических признаков (толщина вершинных придатков, размеры спор) несколько напоминает *Ch. circinatum* Chik., тогда как строение вершинных придатков, размеры сумок и перитециев характеризуют его как *Ch. murorum*.

Необходимо было выявить, насколько постоянным является число оборотов спирали на концах вершинных придатков (признак, послуживший Чиверсу основанием для выделения нового вида) и, во-вторых, постоянны ли размер и форма спор.

Изучение постепенного формирования зрелого плодового тела убеждает нас в отсутствии строгой зависимости между такими процессами, как развитие сумок и спор и образование вполне сформированных вершинных придатков с ясно выраженной спиралью на конце. В зависимости от условий культивирования гриба и прежде всего от характера питания развитие сумок и спор, а также образование спирали у вершинных придатков может наступить раньше или позже. Так, на среде Кнопа с глюкозой формирование вершинных придатков начинается с совершенно прямых (при диаметре плодового тела 80—90 μ); затем (в стадии плодового тела размером 130—140 μ) число придатков становится значительно больше, в основании они более или менее изгибаются, переходя в волнисто-изогнутые (правда, не все), но заканчиваются совершенно прямыми концами — спираль здесь еще не образовалась, тогда как сумки и споры уже вполне зрелые. И только с увеличением размеров плодовых

ТАБЛИЦА 3

Изменчивость морфологических признаков у *Chaetomium murorum* Corda в различных внешних условиях

	Условия выращивания	Размер перитециев (в μ)	Строение вершинных придатков (в μ)	Строение боковых придатков	Длина ризоидов (в μ)	Размер сумок (в μ)	Размер спор (в μ)
Среда Леониана	L		Мицелий				
	2L		Мицелий				
	$\frac{L}{2}$		Мицелий				
Среда Кнопа с агаром	С мальтозой	250	Волнистые	Прямые, длинные, 350 μ	180	45×15	12.6×8
	С глюкозой	250	Волнистые, слабая спираль на конце	Волнистые	30	42—45×15—18	14.5×8.5
	С сахарозой	250	Волнистые, спираль на конце	»	190	40×16	12.6×8.4
	С лактозой	250	Конец более или менее спиральный или прямой	»	100	—	12.6×8.4
	С левулезой	250	Волнистые, спиральные на конце	»	120	41×16	12.6×8.4
	С аспарагином	100	Прямые	Прямые	100	Нет	Нет
	С пептоном		Мицелий				
	С $NaNO_3$	350	Спираль на конце, волнистые в основании	Волнистые	320	42—44×17	14.5×8.4
Стебли донника	t° = 24—26		Мицелий				
	t° = 10—12	260	—	—	80—100	—	—
Среда Леониана	pH = 7.3		Мицелий				
	pH = 7.8		Мицелий				
	pH = 8.2		Мицелий				
Стебли донника	Влажность > N		Мицелий				
	Влажность < N		Мицелий				
	Влажность N	260	На конце спираль	Прямые и волнистые	80—100	42—50×15	14.7×8.4
	Стебли ежи сборной		Мицелий				
	Стебли мятлика		Мицелий				
	Стебли пырея ползучего	130	Конец спиральный и прямой	Прямые или слегка волнистые	30	40×15	12.6—13×8.4
	Стебли душистого колоска		Мицелий				

Примечание. Обозначения те же, что в табл. 1.

тел до 200—250 μ становится заметно спиральное образование на концах придатков. С увеличением размеров плодовых тел и завершением формирования вполне развитых (спиральных) вершинных придатков отмечается также изменение в окраске их общего пучка: от сизо-серой у молодых перитециев, до темно-серой и даже черно-серой у взрослых плодовых тел. Если на глюкозе плодовые тела 130 μ в диаметре имели довольно большой пучок вершинных придатков, и не образовывали спирали (такая же картина наблюдается и при культивировании гриба на лактозе), то на среде с сахарозой гриб в этой фазе развития уже формировал спираль на концах придатков, тогда как на среде с мальтозой плодовые тела были снабжены лишь слегка изогнутыми, почти прямыми вершинными придатками, а сумок и спор еще не было.

Подобная неодновременность протекания этих процессов и тесная связь их с условиями, в которых развивается данный организм, требует большего внимания к подобным явлениям со стороны микологов-систематиков, чем это имело место до сих пор, ибо недооценка этого явления может привести к ошибкам в систематических построениях.

Характер придатков у данного гриба при зрелом состоянии плодовых тел (размером до 250 μ) изменяется в зависимости от условий, и прежде всего это касается вершинных придатков (табл. 3). Так, в щелочной среде, где вообще не наблюдалось формирования типичных для *Ch. murorum* вершинных придатков (хотя сумки и споры были вполне зрелыми), они были слегка волнистые, а на среде Кнопа с мальтозой характер изогнутости основания вершинных придатков говорит о сходстве с *Ch. murorum*, однако спирали на концах вершинных придатков отмечено не было. На стеблях пырея ползучего не все вершинные придатки имели на своем конце плоскую спираль — большинство их оставались совершенно прямыми. Наконец, на среде Кнопа с $NaNO_3$ в качестве источника азота отдельные вершинные придатки образовывали спирали в два оборота, т. е. как у *Ch. circinatum*. Кроме того, в своей средней части вершинные придатки здесь становились волнистыми вплоть до образования растянутой спирали, что также характерно для *Ch. circinatum*. Подобная волнистость отмечена также в других условиях (на среде с сахарозой, мальтозой и т. д.). В меньшем количестве встречаются прямые придатки на глюкозе, на стеблях пырея ползучего и т. д. Толщина вершинных придатков от 5 до 6.5—7 μ; они отличаются незначительной степенью инкрустированности и большей или меньшей прозрачностью, хотя и имеют светло-коричневую окраску. Длина «ризоидов» большей частью незначительная (30—100 μ), хотя в отдельных случаях, например на среде Кнопа с $NaNO_3$ они достигают 320 μ. Прямые боковые придатки могут отсутствовать, как это отмечено, например, на сахарозе, $NaNO_3$, глюкозе, или могут возникать и становиться очень длинными, достигая на среде с мальтозой 350 μ.

Что касается таких морфологических признаков, как форма и размеры спор, то здесь наблюдается некоторая степень их изменчивости. Величина их колеблется в пределах 12.6×8—14.7×8.5 μ.

Итак, наиболее константными морфологическими признаками *Ch. murorum* являются: общий характер вершинных придатков (в зрелом плодовом теле — изогнутое основание, волнистость и плоская спираль на конце придатков), темно-черная окраска общего пучка вершинных придатков, веретеновидные, мало варьирующие по размерам споры.

Выводы

Для построения правильной классификации в пределах рода *Chaetomium* необходимо привлечение экспериментального метода, позволяющего изучить организм в его развитии.

Изучение изменчивости морфологических признаков у нескольких видов рода *Chaetomium* в различных условиях (разная концентрация питательных веществ, наличие тех или иных элементов питания, неодинаковая влажность субстрата, различная температура, изменение pH среды, и развитие на стеблях различных травянистых растений) позволило выявить у них наиболее постоянные, наследственно закрепленные, а следовательно, и наиболее существенные для систематики морфологические признаки. К таковым прежде всего следует отнести форму и размеры спор, весьма стойко сохраняющиеся при всех изменениях внешней среды (наибольшая амплитуда варьирования их размеров, отмеченная у *Ch. murorum*, не превышает 2—2.5 μ) и затем строение вершинных придатков у вполне зрелого плодового тела. Более существенное значение, чем это считалось до сих пор, следует придавать окраске общего пучка вершинных придатков вполне зрелого перитеция. Длина «ризоидов» и наличие прямых

боковых придатков у перитециев у всех видов принадлежат к числу значительно изменяющихся признаков, а потому не могут иметь решающего значения в систематике рода *Chaetomium*.

ЛИТЕРАТУРА

С е р г е е в а К. С. (1954). По поводу вида *Chaetomium megalocarpum* Bain. Бот матер. Отд. споров. раст. БИН'а, X. — C h i v e r s E. (1915). A Monographia of the genera *Chaetomium* and *Ascotricha*. Torrey bot. club, 14 : 155—240. — K u n z e. (1817). Mycologische Heft, 1 : 15. — S k o l k o A. a. J. G r o v e s. (1953). Notes on seed-borne fungi. VII. *Chaetomium*. Canad. Journ. of Bot., 31, 6 : 779—809. — T s c h u d y R. H. (1937). Experimental morphology of some species of *Chaetomium*. I. Use of cultural reactions in ditermining species characteristics. Amer. Journ. Bot., 24. — Z o p f H. (1881). Zur Entwickelungsgeschichte der Ascomyceten. *Chaetomium*. Nova Acta der Leop.-Car-Deutsch. Acad. Naturforscher, 42, 5.

Ленинградский
государственный университет
им. А. А. Жданова.

ON THE VARIATION OF THE MORPHOLOGICAL CHARACTERS OF THE SPECIES OF *CHAETOMIUM* KUNZE EX FR.

By. N. P. Cherepanova

SUMMARY

The analysis of the diagnostic significance of different morphological characters of some species of *Chaetomium* Kunze ex Fr. is given in this paper.

By means of rearing the fungi on different nutrient media the author has determined the range of variation of such characters as the type of the apical appendages, of the asci and the spores (size and shape), the structure of rhizoids, lateral appendages and perithecia.

ТОМ 47 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1962, № 1

Ю. В. Синадский и М. А. Бондарцева

ТРУТОВЫЕ ГРИБЫ ОХОТНИЧЬЕГО ХОЗЯЙСТВА «КРАСНЫЙ ЛЕС» КРАСНОДАРСКОГО КРАЯ

С 3 рисунками

(Получено 8 VI 1961)

Насаждения Красного Леса, расположенного в степном районе Краснодарского края, представлены дубом, ясенем, берестом, кленами полевым и татарским, дикими плодовыми (яблоня, груша, алыча), ветлой и белой акацией. Весь лесной массив занимает площадь в 5212 га.

В 1959 г. (май—октябрь) было проведено первое лесопатологическое обследование этого массива.[1]

В результате обследования было установлено крайне неблагополучное состояние береста, белой акации, ветлы, алычи и других пород. Среди различных факторов, вызывающих гибель береста в Красном Лесу, одно из первых мест по значимости занимает голландская болезнь (Синадский и Лебедева, 1960). По данным пробных площадей, сухостой береста составляет 43.3% от его запаса, т. е. свыше 26 000 м³. На усыхание береста в Краснодарском крае от этой болезни указывали также А. Л. Щербин-Парфененко (1938) и Е. С. Квашина (1941). Вышеназванные работы являются единственными литературными материалами о грибных заболеваниях насаждений Красного Леса.

В настоящей статье мы ограничимся сообщением сведений о представителях сем. *Polyporaceae*, обнаруженных нами на территории этого интереснейшего лесного заповедника степной зоны, имеющих хозяйственное значение или представляющих научный интерес.

Из 29 видов *Polyporaceae*, отмеченных нами в Красном Лесу, ряд трутовиков развивается на живых деревьях, что приводит к их ослаблению и преждевременной гибели.

На стволах *Salix alba* и *Quercus robur* неоднократно зарегистрирован *Laetiporus sulphureus* (Fr.) Bond. et Sing., плодовые тела которого достигают размеров 3.8—6.3 × 4.3—7.6 × 1—3 см. Согласно детальному исследованию Корнера, их трама состоит из гиф двух типов (димитическая), тогда как стенки трубочек мономитические. Интересно отметить, что скорости роста трамы шляпки и трубочек заметно различаются, поэтому последние обычно очень короткие.

Этот вид встречается, как правило, на деревьях спелого и перестойного возраста, иногда на пнях. Пораженные стволы легко ломаются ветром. Плодовые тела появились в конце июля. Вызывает бурую сердцевинную (призматическую) гниль, причем трещинки заполнены беловатыми пленками грибницы. Гниль быстро развивается и захватывает до 30—32% от объема ствола, как явствует из табл. 1.

---

[1] В работах также принимали участие: инженер лесного хозяйства Ю. И. Кузнецова и студенты Московского лесотехнического института Ю. А. Вальков, Г. А. Зайцев, Л. А. Львова, Нго-Три-Зуе, Нгуен-Фак, Б. А. Погожев.

ТАБЛИЦА 1

Характер гнили *Laetiporus sulphureus* на иве белой

№ пробной площади	№ модели	Возраст (в годах)	Высота (в м)	Диаметр (в см)	Категория по перечету	Протяженность гнили (в м)	Процент гнили от объема ствола
1	3	42	23.2	44.0	Бурелом	17.4	30.3
1	4	24	8.5	24.0	Усыхающее . .	8.5	32.5

Известное распространение получили в Красном Лесу представители р. *Inonotus*, которые не имеют строгой приуроченности к живым или мертвым деревьям. Нами отмечено четыре вида из этого рода.

I. dryadeus (Fr.) Murr. был собран однажды на стволе 300-летнего дуба, растущего на усадьбе заповедника. Этот гриб вызывает белую гниль корней.

На дубе также развивается *I. dryophyllus* (Berk.) Murr., зараженность которым достигает 10%. Он обусловливает пеструю центральную гниль коррозионного типа. Гниль распространяется в стволе и толстых ветвях. Анализ модели дуба, зараженного этим грибом, приводится в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика поражения дуба *Inonotus dryophyllus*

№ модели	Высота (в м)	Диаметр (в см)	Категория по перечету	Протяженность гнили (в м)	Процент гнили от объема ствола	Примечание
3	13.3	13.5	Ослабленное . .	9.2	40.2	На стволе 1 плодовое тело. В корни гниль не заходит.

Как видно из табл. 2, гниль составляет более 40% от объема ствола, что сильно снижает товарную ценность пораженной древесины.

На *Ulmus foliacea* зарегистрировано 2 вида — *I. radiatus* (Fr.) Karst. (на сухостойном стволе) и *I. hispidus* (Fr.) Karst., отмеченный также и на софоре. На последней породе *I. hispidus* собран впервые. По внешнему виду и по размерам плодовые тела на бересте и софоре заметно различаются, что отчасти связано с возрастом трутовика: на софоре были собраны только перезимовавшие плодовые тела.

Поверхность шляпок неровная или слабо морщинистая, в обоих случаях нещетинистая, бугорчатая близ основания шляпки, незональная или неясно зональная, рыже-бурая, в старости, особенно у перезимовавших плодовых тел, растреснутая и почти черная. Трама шляпки желтовато-рыжая, в старости темно-бурая. Трубочки тонкостенные, у образцов с ильма 2—3 мм дл., к краю сходящие на-нет, у софоры — 3.8—4 см дл., расщепленные. Поры неправильно угловатые, быстро зарастающие с поверхности бесплодной тканью, 2—3 × 1 мм, 0.2—0.5 мм в диам. на ильме, и округло угловатые, с цельными, местами расщепленными до зубчатых краями, 3—4, чаще 3 × 1 мм на софоре. Гифы поверхности шляпки плотно переплетающиеся, разветвленные часто под прямым углом, сплошные, бесцветные, 4—6 μ в диам., или буровато-рыжие, 6—8 μ в диам. Край шляпки состоит из плотно сплетенных, бесцветных гиф, между которыми проходят пучки буровато-рыжих гиф с заостренными окончаниями. Гифы трамы шляпки располагаются узкими плотными пучками, образуя своеобразную сетку. Пространства между ними заполнены рыхло расположенными гифами. Вероятно, такое строение ткани, хорошо видное даже под бинокуляром при увеличении в 30 раз, обусловливает способность плодовых тел сильно уменьшаться в размерах при высыхании. В перезимовавших, уплотненных шляпках пучки сильно сближены, так что расположение гиф почти параллельное. Гифы пучков желтые, рыжевато-коричневые, позже коричнево-бурые, извилистые, впоследствии лишь слегка извитые, разветвленные, с перегородками и утолщенными стенками, тогда как межпучковые гифы тонкостенные, древесинно-желтые, с редкими перегородками, большей частью короткие, с тонкостенными гиалиновыми ответвлениями. Гифы трубочек также собраны в пучки, но более плотные и сближенные, чем в ткани. Споры снабжены толстой двойной оболочкой, часто с одной крупной или несколькими каплями внутри (7.5)8—10(12) × (5.5)6—8(9) μ (на ильме) и 8.2—10(12) × 7—8.2 (9) μ (на софоре). Щетинки встречаются редко, они вздутые у основания и шиловидно заостренные к вершине, 20—32 × 6—12 μ. При действии KOH появляется черная окраска, не пропадающая впоследствии.

Вызывает центральную белую гниль с коричнево-бурыми контурными линиями. Встречается единично.

Наиболее широко распространены в Красном Лесу представители р. *Phellinus* — здесь отмечено 6 видов этого рода.

Массовое распространение получила ивовая форма ложного трутовика — *Ph. igniarius* (Fr.) Quél. f. *salicis* Bond. Наибольшая зараженность отмечена в средневозрастных и спелых насаждениях ветлы.

Микроскопическое строение плодовых тел типично для данной формы. Гифы ткани расположены в виде плотных, сближенных, слабо переплетенных пучков, желто-бурые, толстостенные, длинные, не извитые, 3—4 μ в диам., с перегородками, изредка дихотомически ветвящиеся. Гифы трубочек не отличаются от гиф трамы. Генеративные гифы 3—3.5 μ в диам., гиалиновые, тонкостенные, почти прямые, очень редко встречающиеся и плохо заметные. Гифальная система димитическая.

Для характеристики зараженности ветлы указанным грибом были заложены пробные площади, на которых отмечено 40 моделей. Работы выполнялись Б. А. Погожевым под руководством Ю. В. Синадского. Полученные данные сведены в табл. 3.

Из табл. 4 можно видеть, что зараженность ветлы этим трутовиком колеблется от 68 до 90%.

Далеко не все пораженные деревья имеют на стволах плодовые тела. На пробной площади № 2, например, отмечено 39 деревьев с плодовыми телами, что составляет всего лишь 29.3%. В 70% случаев шляпки располагаются на северной и северо-западной сторонах ствола. Пораженные стволы легко ломаются ветром. На пробе № 6 отмечено 52 буреломных дерева, что составляет 18.2%.

Гриб вызывает центральную гниль. Конфигурации гнилей в стволах в продольном направлении представлены на схемах (рис. 1). Объемы гнилей и их протяженность по стволу показаны в табл. 4.

Как видно из этой таблицы, объем гнилой древесины в стволе доходит до 80.7%, причем максимум приходится на деревья, относящиеся к категории ослабленных или усыхающих. Иногда на одном стволе наблюдалось до 14 плодовых тел. Сухостой прошлых лет обычно поражен и другими грибами.

На стволах *Prunus divaricata* широко распространен другой представитель этого рода — *Ph. pomaceus* (Fr.) Maire, зараженность которым составляет 45%.

ТАБЛИЦА 3

Характеристика поражения древостоев ивы грибом *Phellinus igniarius* f. *salicis*

№ и размер пробной площади	№ квартала	Краткая таксационная характеристика	Всего деревьев на пробной площади	По категориям состояния					Всего зараженных деревьев на пробной площади
				здоровые	ослабленные	усыхающие	свежий сухостой	старый сухостой	
№ 7, 0.25 га	80	10 ВТ,[1] 35 лет, 0.6	100 (100%)	10 (10%)	29 (29%)	34 (34%)	6 (6%)	21 (21%)	90 (90%)
№ 2, 0.25 га	74	10 ВТ, 30 лет, 0.6	133 (100%)	22 (16.5%)	35 (26.3%)	31 (23.3%)	6 (4.6%)	39 (29.3%)	111 (83.5%)
№ 6, 0.25 га	75	10 ВТ, 40 лет, 0.8	285 (100%)	50 (17.5%)	77 (27.2%)	98 (34.4%)	52 (18.2%)	8 (2.7%)	235 (82%)
№ 1, 0.25 га	80	10 ВТ, 25 лет, 0.7	134 (100%)	43 (32.1%)	56 (41.8%)	1 (0.8%)	3 (2.2%)	31 (23.1%)	91 (67.9%)

ТАБЛИЦА 4

Характеристика гнили *Phellinus igniarius* f. *salicis* на иве белой

№ пробной площади	№ модели	Высота (в м)	Диаметр (в см)	Возраст (в годах)	Категория по перечету	Протяженность гнили (в м)	Процент гнили от объема ствола	Количество плодовых тел
6	2	20.4	28.0	34	Усыхающее	18.0	80.7	4
1	5	24.6	46.0	48	»	20.4	59.3	14
2	3	21.0	43.0	37	Ослабленное . . .	19.0	57.4	—
6	4	15.2	19.0	30	»	13.0	68.7	—
7	2	20.3	21.0	28	»	19.5	55.6	8
4	3	12.2	11.0	14	Свежий сухостой .	11.0	23.4	6
7	7	19.7	33.0	36	» » . . .	18.5	30.4	—

Плодовые тела имеются почти на всех стволах, причем иногда удавалось наблюдать до 67 плодовых тел на одном стволе! В некоторых случаях на участке в 1 м по длине ствола насчитывалось 25—26 шляпок.

Поверхность шляпки покрыта тонкой, слегка шероховатой корочкой, состоящей из желто-бурых или буроватых, переплетающихся гиф, с перегородками и утолщенными стенками, 3.5—4 μ в диам. Скелетные гифы трамы шляпки длинные, с редкими перегородками, буровато-коричневые, с утолщенными стенками, 4 μ в диам., иногда с более широкими и менее толстостенными сегментами, 5—8 μ в диам., переплетенные, не извитые. Гифальная система димитическая. Генеративные гифы наблюдаются только в виде обрывков со спавшимися стенками на концах скелетных гиф. В молодых плодовых телах генеративные гифы более или менее обильные, 3—3.5 μ в диам. Гифы трубочек не отличаются от гиф трамы. Щетинки обильные, веретеновидные или шиловидные, со вздутым основанием, 12—16.5 × 4—6.5 μ, иногда до 20—25 μ в срезе через одну трубочку.

[1] ВТ — ветла.

Распространению гриба благоприятствует облом ветвей, которым часто сопровождается сбор ягод.

Вызывает слегка желтоватую гниль с буроватыми полосками на периферии, которая не сразу сказывается на состоянии дерева. В начальной стадии поражения деревья дают порой обильный урожай.

На пирамидальной форме дуба *Quercus robur* var. *fastigiata* зафиксирован *Ph. robustus* (Karst.) Bourd. et Galz. Этот трутовик обычно развивается на старых дубах. На стволе 65-летнего дерева было собрано 9 плодовых тел, образовавшихся в местах обрубленных сучьев. Наиболее старое плодовое тело имело 7 слоев трубочек, причем слои неравной ширины. Поры мелкие, толстостенные, в количестве 5—6 на 1 мм. Гифальная система

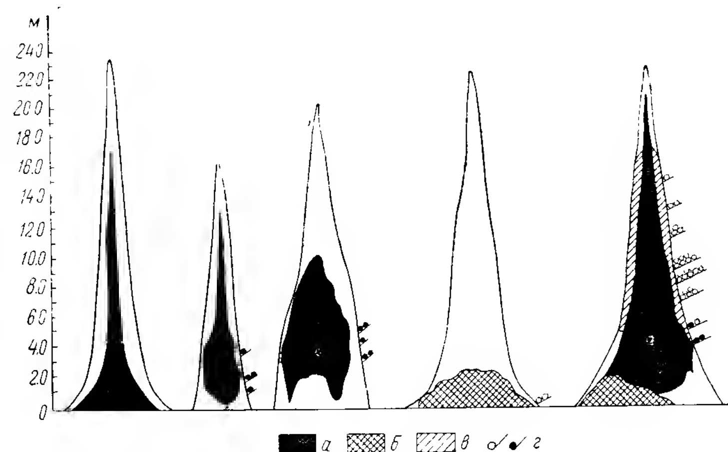


Рис. 1. Схема распределения гнилей вдоль ствола ветлы.

а — гниль *Phellinus igniarius* (Fr.) Quél. f. *salicis* Bond.; *б* — гниль *Ganoderma lucidum* (Fr.) Karst.; *в* — гниль *Pseudotrametes gibbosa* (Pers.) Bond. et Sing.; *г* — плодовые тела грибов.

димитическая. Скелетные гифы трамы слабо переплетенные, почти параллельные, соломенно-желтые, с утолщенными стенками, впоследствии желто-ржавые до желто-коричневых, толстостенные, очень слабо извитые, с редкими перегородками, 4—6(7) μ в диам. (по А. С. Бондарцеву — 2.5—4[5] μ), длинные, очень редко дихотомически ветвящиеся. Гифы стенок трубочек почти не отличаются от гиф трамы. Генеративные гифы гиалиновые, тонкостенные, 2—3.5 μ в диам., довольно длинные, но на протяжении длины неравной толщины, так как стенки их местами спадаются, в зоне растущего края довольно обильные. Щетинки крайне редкие, узкие, толстостенные, шиловидные или веретеновидные, 10—24.5 × 3.5—4.5 μ (по А. С. Бондарцеву — яйцевидные или шиповидные, у основания вздутые, 16—28[32] × 7—10 μ).

При действии KOH на поверхности плодового тела появляется черно-лиловая окраска, скоро переходящая в темно-бурую, с лиловатым оттенком.

Вызывает центральную, иногда смешанную, беловатую или желтовато-белую гниль с черными линиями.

Важное практическое значение в условиях Красного Леса имеет *Ph. ribis* (Fr.) Quél. f. *evonymi* (Kalchbr.) Bourd. et Galz. Эта форма на 20—30% поражает бересклет европейский (*Euonymus europaea*), встречающийся в виде подлеска или произрастающий на плантациях. Культуры бересклета на плантациях, кроме того, на 60—70% потравлены скотом. Наибольшая зараженность трутовиком отмечена в берестовых насажде-

ниях 43 квартала. На пробной площади в 0.1 га из 102 экземпляров бересклета 35 заражено *Ph. ribis* f. *euonymi* (средняя высота кустов 1.4 м, диаметр стволиков до 1.2 см).

Плодовые тела образуются у корневой шейки и часто имеют черепитчатое расположение. Шляпки тонкие, 6—10 × 2.5—6 × 0.5—1.2 см, с поверхности часто покрытые мхом. Поры очень мелкие, 7—8 на 1 мм. Трубочки 3—4-слойные, каштаново-коричневого цвета. Подстилка очень тонкая, состоящая из коричневато-желтых, переплетающихся, длинных, редко септированных гиф, с утолщенными стенками, 4—4.5 μ в диам., с почти бесцветными ответвлениями. Генеративные гифы ветвящиеся, 2.5—3 μ в диам., слабо заметные, так как в развитом плодовом теле их



Рис. 2. *Phellinus contiguus* (Fr.) Bourd. et Galz. на клене татарском.
а — поперечный разрез ствола с гнилью; б — плодовое тело гриба.

стенки спадаются. В стенках трубочек в большом количестве встречаются генеративные гифы. Также часто там наблюдаются почти бесцветные гифы со слабо утолщенными стенками. Споры по форме и окраске как у типа, 4—4.5 × 3.5—4 μ. Щетинок нет, но есть, по-видимому, цистидиолы, на что указывает и Э. Х. Пармасто (1959), но также с сомнением. Базидии очень неясные, узкие и длинные.

Ph. contiguus (Fr.) Bourd. et Galz. распространен несколько меньше. Этот вид собран на клене татарском (*Acer tataricum*). Зараженность этой породы составляет в среднем 12%. Так как *Ph. contiguus* принадлежит к числу не часто встречающихся видов, мы считаем необходимым дать краткое его описание.

Плодовые тела распростертые, плотно приросшие к субстрату, 9—14 × 1.5—4 × 0.1—0.15 см, с растрескивающейся, коричневато-мраморно-серой поверхностью и очень тонким, узким, сходящим на нет краем (рис. 2, б). Подстилка почти отсутствует. Трубочки скошенные, 0.1—0.2 см дл., трехслойные, заросшие переплетающимися бесцветными гифами во внутренних слоях. Поры тонкостенные, неравновеликие, вытянутые, 3—4(6) × 1 мм, угловатые, 4-, изредка 5-угольные, с цельными краями. Гифы толстостенные, коричневые, длинные, с редкими перегородками, 4 μ в диам. и более светлые, тонкостенные, параллельно и очень плотно сплетенные, септированные, 1.5—2 μ в диам. Среди них встречаются более или менее перепутанные, бесцветные, толстостенные гифы 3.5—4.5 μ в диам., которые также заполняют просветы трубочек в более глубоких слоях. Базидии 8—8.5 × 4.5—5 μ. Споры почти шаровидные, косо оття-

нутые у основания, 4.5—6 × 4—4.5 μ. Щетинки каштаново-бурые, шиловидные, часто вздутые у основания, (20)25—37 × (5)6—8.5 μ.

При действии КОН появляется черно-фиолетовая окраска, которая постепенно бледнеет, но не исчезает совершенно — остается коричнево-бурое пятно. Гнилая древесина под влиянием КОН приобретает буровато-желтый оттенок, вследствие окрашивания гиф мицелия.

Ph. contiguus вызывает белую центральную гниль, впоследствии становящуюся смешанной, с бурыми контурными линиями (рис. 2, а). Для характеристики поражения клена татарского этим грибом были взяты модельные деревья. Результаты анализа приводятся в табл. 5.

ТАБЛИЦА 5

Характеристика гнили *Phellinus contiguus* на клене татарском

№ модели	Высота (в м)	Диаметр (в см)	Возраст (в годах)	Категория по перечету	Протяженность гнили (в м)	Процент гнили от объема ствола
1	8.7	8.0	18	Здоровое	0.1—4.3	3.8
2	8.7	8.0	18	Ослабленное	0.2—6.1	22.6
3	9.0	11.2	23	»	0.2—7.1	16.4

Как показано в этой таблице, отношение загнившей древесины к объему ствола не превышает 22.6%, однако гриб может развиваться на вполне жизнеспособных деревьях, а последнее нельзя не принимать во внимание. На стволах пораженных деревьев всегда встречаются раны в виде зарубов, поверхность которых иногда достигает 150 см². Плодовые тела развиваются на деревьях большей частью в местах поранений.

Ph. laevigatus (Fr.) Bourd. et Galz. отмечен в Красном Лесу на двух породах: на *Quercus robur* и *Robinia pseudoacacia*.

Белая акация в Красном Лесу занимает площадь в 18 га и представлена чистыми культурами посадки 1927—1935 гг.

Ph. laevigatus на белой акации ранее не отмечался, но в Красном Лесу находки его на этой породе были довольно многочисленными.

Для этого вида характерны распростертые, иногда более или менее подушковидные, многолетние плодовые тела (рис. 3, а). Очень тонкая подстилка плотно срастается с древесиной, которая обильно пронизана мицелием, состоящим из гиф двух типов: толстостенных, рыжевато-желтых, более или менее длинных, 3—3.5 μ в диам. и бесцветных, тонкостенных, сильно ветвящихся и перепутанных гиф 2 μ в диам. Гифальная система димитическая. Скелетные гифы подстилки расположены более или менее беспорядочно, толстостенные, рыжевато-желтые, 3 μ в диам. Генеративные гифы имеют разветвления, 2 μ в диам., с мелкими, неясными пряжками. Скелетные гифы в трубочках почти не отличаются от развивающихся в подстилке, но собраны в параллельно расположенные пучки по 5—8 гиф. Генеративные гифы несколько более широкого диаметра (до 3.5 μ), плохо заметны и без пряжек. Споры и щетинки по форме и размерам хорошо согласуются с данными диагноза А. С. Бондарцева (1953).

Гнилая древесина на некотором расстоянии от плодового тела пронизана тонкими, бесцветными, ветвящимися под прямым углом, расширенными в местах ответвлений гифами, 1—1.5(2) μ в диам. При действии КОН на более или менее свежесобранное плодовое тело, мицелиальную пленку или на загнившую древесину, содержащую гифы гриба, появляется темно-пурпуровая окраска, которая довольно быстро исчезает, после чего

остается непропадающее коричнево-бурое пятно. У образцов, хранящихся в гербарии больше года, пурпуровый оттенок проявляется слабее, окраска почти сразу становится коричневато-бурой.

Ph. laevigatus вызывает белую коррозионную гниль, пронизанную буровато-желтыми скоплениями мицелия (рис. 3, *б*, *в*). Древесина распадается на пластинки по годичным слоям. В начальной стадии гниль центральная, но впоследствии, уже на упавшем дереве, захватывает весь ствол.

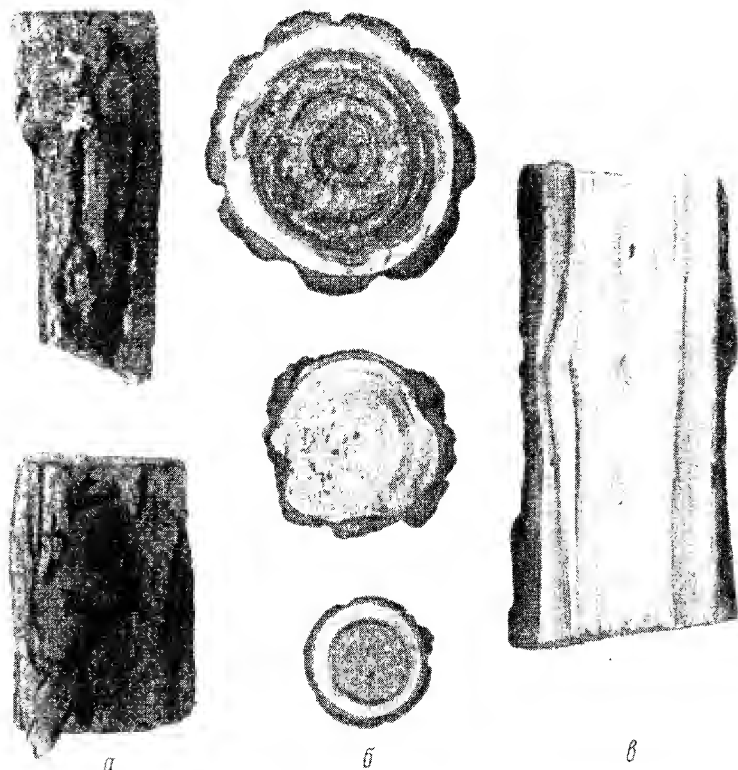


Рис. 3. *Phellinus laevigatus* (Fr.) Bourd. et Galz. на белой акации.

а — плодовое тело гриба; *б* — конфигурация гнилей на поперечных разрезах ствола; *в* — конфигурация гнили на продольном разрезе ствола.

Более или менее широкое распространение гриба связано с поломкой ветвей при сборе плодов. Это подтверждается особенно частой встречаемостью *Ph. laevigatus* в 43-м и 66-м кварталах, где в 1950—1954 гг. производилась большая заготовка семян акации.

Для изучения распространения гнили по стволу на пробных площадях № 1 и № 2 были взяты модельные деревья. Результаты обработки моделей сведены в табл. 6.

Из таблицы видно, что гнилью поражается от 3.5 до 50% древесины. Наличие гнили отмечено и у внешне вполне «здоровых» деревьев; это говорит о том, что в начальных фазах развития гриба дерево еще не теряет своего нормального облика (состояние кроны, листвы, коры и др.).

Культуры белой акации подвергаются заражению независимо от того, получены ли они посевом или посадкой. Замечено, однако, что в чистых

ТАБЛИЦА 6

Характеристика распространения по стволу гнили *Phellinus laevigatus* на белой акации

№ модели	Высота (в м)	Диаметр (в см) на высоте 1.13 м	Возраст (в годах)	Категория по перечету	Протяженность гнили (в м)	Процент гнили от объема ствола
1	10.4	10.2	29	Ослабленное	0—9.1, поражены 3 корня	50.0
2	5.8	5.0	20	Усыхающее	0.2—4.7	21.4
3	9.2	8.3	25	» »	0.5—2.0	3.6
4	14.4	20.0	32	Ослабленное	0.1—9.3	4.8
5	10.2	11.0	26	»	0.1—8.1	30.4
6	10.2	9.0	27	Здоровое	0.8—5.3	5.7
7	11.4	11.0	28	»	0.2—6.8	13.9
8	12.6	15.3	31	»	0 —12.0	22.1

культурах процент заражения выше, чем в смешанных (с другой породой, например с дубом в 43 кв.). Плодовые тела образуются довольно редко и, как правило, на усохших ветвях или стволах.

Представители родов *Fomes* Kickx и *Ganoderma* Karst. обладают значительно меньшим удельным весом в «Охотничьем хозяйстве».

Fomes fomentarius (Fr.) Kickx принадлежит к числу самых обычных, широко распространенных грибов. Встречается он на усыхающих или усохших деревьях. Особенности поражения этим грибом береста (*Ulmus foliacea*) приводятся в табл. 7.

ТАБЛИЦА 7

Характер гнили *Fomes fomentarius* на бересте

№ модели	Высота (в м)	Диаметр (в см)	Категория по перечету	Протяженность гнили (в м)	Процент гнили от объема ствола	Примечание
2	8.6	20.0	Сухостой прошлых лет. Дерево поражено голландской болезнью.	4.2	39.0	Гниль сосредоточена с одной стороны ствола. 2 плодовых тела. Ствол заселен от 0 до 8 м усачом мезоза, заболонником и лубоедом.

Как видно из табл. 7, гниль составляет 39% от объема ствола, так что этот вид в случае широкого распространения может причинять большой ущерб при заготовках древесины.

Ganoderma lucidum (Fr.) Karst. не имеет большого хозяйственного значения для «Охотничьего хозяйства» в силу сравнительно слабого распространения. Наиболее широко он представлен на иве белой (*Salix alba*), где зараженность достигает 8%. Плодовые тела встречались часто, в комлевой части ствола, что характерно для этого вида (рис. 1, б). Иногда на одном дереве удавалось собрать 5—6 плодовых тел. *G. lucidum* поражает обычно уже ослабленные или усыхающие деревья. Особенно часто этот вид поселяется на деревьях, зараженных ложным трутовиком (*Phellinus*

igniarius f. *salicis*). Гниль сосредоточивается в комлевой части ствола. Анализ моделей на зараженность ветлы *G. lucidum* дан в табл 8.

ТАБЛИЦА 8

Характер гнили *Ganoderma lucidum* на иве белой

№ модели	Высота (в м)	Диаметр (в см)	Возраст (в годах)	Категория по перечету	Протяженность гнили (в м)	Процент гнили от объема ствола
2	22.3	38.0	30	Ослабленное	0—1.3	2.6
5	13.2	12.0	14	Свежий сухостой	0—2.0	8.1

На модели № 2 было зафиксировано 2 плодовых тела на высоте 0.6 м от уровня почвы, а на модели № 5 — 4 плодовых тела на высоте 0.1 м. Из табл. 8 явствует, что гниль, как правило, не поднимается высоко по стволу, ограничиваясь комлевой частью, и процент гнили от общего объема ствола невелик.

G. lucidum встречается также единично на алыче (*Prunus divaricata*) и на стволах дуба (*Quercus robur*). В последнем случае зараженность этим грибом составила 5%. Плодовые тела образуются обычно в августе.

Об анатомическом строении плодовых тел говорится в статьях Каннигема (Cunnigham, 1954), а также Котлабы и Поузара (Kotlaba a. Pouzar, 1957). Кроме того, имеется прекрасное описание в работе Хансен (Hansen, 1958), посвященной анатомии датских видов р. *Ganoderma* Karst. Согласно всем этим работам, плодовые тела *G. lucidum* обладают тримитической гифальной системой с пряжками на генеративных гифах. Микроскопический анализ образцов этого вида из Красного Леса полностью совпадает с данными Л. Хансен.

Второй вид этого рода — *G. applanatum* (Fr.) Pat. зарегистрирован на четырех породах: *Salix alba*, *Acer campestre*, *Quercus robur* и *Gleditschia triacanthos*. На гледичии *G. applanatum* до сих пор не была отмечена в литературе. Наиболее часто встречается этот вид на стволах ветлы, зараженность которой данным трутовиком составляет 5%. На остальных породах имеются лишь единичные находки.

Интересна история изучения анатомического строения плодовых тел этого вида. Каннигем определил их гифальную систему, как димитическую, без пряжек, в отличие от *G. lucidum*, и на этом основании сделал *G. applanatum* типом рода *Elfvingia* Karst. Котлаба и Поузар вслед за Каннигемом признали гифальную систему этого вида димитической, но с пряжками. Однако на основании строения гифальной системы они также приняли для него особый род *Elfvingia*. Потребовалось тщательное изучение многочисленных образцов *G. applanatum*, которое провела Хансен, чтобы установить, что полностью дифференцированная ткань плодовых тел этого вида тримитическая, с тремя типами гиф и с пряжками на генеративных гифах. Трудность выявления действительного анатомического строения связана с тем, что скелетные гифы преобладают в плодовом теле. Стенки генеративных гиф, давших начало скелетным, часто спадаются, поэтому разглядеть пряжки на немногочисленных сохранившихся генеративных гифах нелегко. Связывающие гифы рассеяны среди скелетных, но попадаются чрезвычайно редко — Bovista-type. К тому же они встречаются только в траме, а стенки трубочек остаются димитическими.

На образце *G. applanatum* с гледичии, который мы подвергли микроскопическому анализу, нам удалось наблюдать мелкие пряжки на генеративных гифах. Связывающие гифы были видны очень неясно.

Очевидно, трудность обнаружения связывающих гиф в траме шляпки и отсутствие их в стенках трубочек оказалось причиной неправильного определения гифальной системы *G. applanatum*, а в связи с этим и необоснованного отделения этого вида от остальных представителей р. *Ganoderma*. Этот случай еще раз подтверждает, насколько опасно производить таксономические перегруппировки на основании одного, а не комплекса признаков.

Следует отметить, что анатомическое строение плодовых тел является стойким видовым признаком и в этой связи анализ гифальных систем очень полезен. Однако для того, чтобы анализ был бесспорно правильным, необходимо иметь хорошо развитые шляпки, а еще лучше — шляпки различного возраста. Иногда молодые плодовые тела составлены только из генеративных гиф, которые дифференцируются много позднее. Такой случай наблюдается, например, у *Polyporus squamosus* Fr., собранного в Красном Лесу дважды: на *Ulmus foliacea* и *Platanus orientalis*. Гифальная система молодых плодовых тел мономитическая и лишь впоследствии становится димитической, со связывающими гифами. Подробному рассмотрению этого вопроса посвящена специальная работа Корнера (Corner, 1953).

Polyporus squamosus Fr. вызывает белую, центральную гниль. Древесина в последней стадии гниения мягкая, губчатая, пронизанная белым мицелием. На поперечном разрезе сука платана диаметром в 24 см гниль занимала более 50% площади; ее диаметр равнялся 14 см.

Характер гнили был изучен также для *Irpex lacteus* Fr., широко распространенного вида, зарегистрированного в Красном Лесу на валежных сучках белой акации, на сухостойном и усыхающем клене татарском и на сухокронном ясене. В табл. 9 приводятся результаты анализа пораженного этим грибом клена татарского.

ТАБЛИЦА 9

Характер гнили *Irpex lacteus* на клене татарском

№ модели	Высота (в м)	Диаметр (в см)	Возраст (в годах)	Категория по перечету	Протяженность гнили по стволу (в м)	Процент гнили от объема ствола
3	5.7	8.0	17	Усыхающее	0—4.2	36.5

Кроме указанных выше видов, особого упоминания заслуживают впервые собранные на гледичии *Gloeoporus dichrous* (Fr.) Bres., а также *Bjerkandera adusta* (Fr.) Karst., которая поражает до 10% насаждений этой породы, вызывая белую гниль.

В 51 квартале на пне лиственного дерева собран не часто встречающийся вид *Fomitopsis cytisina* (Berk.) Bond. et Sing., распространенный преимущественно в южных лесных и лесостепных районах. К южным лесным районам приурочены также *Coriolellus (Trametes) campestris* (Quél.) Bond., собранный на валежных ветвях дуба, и *Funalia gallica* (Fr.) Bond. et Sing., обнаруженная на дубе наряду с другим видом этого рода — *F. trogii* (Berk.) Bond. et Sing. Последний вид обычно встречается на целом ряде лиственных пород, особенно часто на осине, но нахождение его на дубе является редкостью. На пне дуба собран также еще один южный вид — *Lenzites reichardtii* Schulz., наряду с широко распространенным грибом *Cerrena unicolor* (Fr.) Murr., вызывающим беловатую гниль с ярко белыми выцветами.

Coriolus pubescens (Fr.) Quél. и *C. zonatus* (Fr.) Quél, собранные на валеже ясеня и береста, принадлежат к числу обычных видов, встречающихся по-

всюду, так же, как *Daedalea quercina* Fr., многократно наблюдавшаяся на пнях дуба. На валеже ивы белой нередко развивается *Daedaleopsis confragosa* (Fr.) Schroet. f. *rubescens* (Fr.) Donk. На отдельных деревьях насчитывалось до 22 плодовых тел этого гриба. На той же породе один раз была найдена шляпка *Pseudotrametes gibbosa* (Fr.) Bond. et Sing., трутовика, вызывающего периферическую гниль уже пораженных другими грибами деревьев.

Все вышеперечисленные широко распространенные виды являются постоянными спутниками леса во всей умеренной зоне северного полушария, но в то же время большого практического значения не имеют, так как поселяются всегда на валежной древесине, уже пораженной другими грибами. Но тем не менее, при массовом развитии они способны нанести ущерб хозяйству, поражая заготовленную древесину.

Наиболее серьезный вред причиняют виды трутовых грибов, развивающиеся на живых деревьях. Сюда прежде всего относятся представители рода *Phellinus* — *Ph. igniarius* (Fr.) Quél. f. *salicis* Bond., *Ph. pomaceus* (Fr.) Maire, *Ph. laevigatus* (Fr.) Bourd. et Galz. Вызывая гнили основных древесных пород заповедника, эти грибы ослабляют рост деревьев, зачастую являются причиной их гибели и, как правило, снижают товарные качества заготавливаемой древесины. Заражению в большинстве случаев подвержены деревья спелого и перестойного возраста. Однако в числе больных встречаются и деревья I и II классов возраста. Особенно сильно страдают от грибных заболеваний берест, белая акация, ветла и алыча.

Берест страдает главным образом не от трутовиков, которые не развиваются в массе на этой породе, а от голландской болезни. Белая акация местами почти на 90% поражена гнилью *Phellinus laevigatus* (Fr.) Bourd. et Galz. Кроме того, на стволах часто можно видеть открытые раковые раны. Нередко наблюдаются также изреженность крон и сухокронность. Ветла находится в неблагополучном состоянии вследствие массового развития *Ph. igniarius* (Fr.) Quél. f. *salicis* Bond. наряду с некоторыми другими грибами, тогда как для алычи наиболее опасным грибом следует признать *Ph. pomaceus* (Fr.) Maire.

Фаутность деревьев в Красном Лесу объясняется механическими повреждениями при выборочных и других рубках, а также при сборе плодов и ягод. Проведенная нами работа показывает настоятельную необходимость рубок ухода за лесом, выборки зараженных деревьев и реконструкции насаждений.

ЛИТЕРАТУРА

Бондарцев А. С. (1953). Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа. — Квашнина Е. С. (1941). Поражение голландской болезнью ильмовых. Лесн. хоз., 4. — Пармасто Э. Х. (1959). Трутовые грибы Эстонской ССР. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. II, споров. раст., 12. — Синадский Ю. В. и Н. П. Лебедева. (1960). Голландская болезнь — основной фактор гибели береста Красного Леса. Тр. Кавказск. гос. заповедн., IV. — Щербин-Парфененко А. Л. (1938). Голландская болезнь и меры борьбы с нею. В защиту леса, 5. — Corner E. J. H. (1953). The construction of polypores. Phytomorphology, 3. — Cunningham G. H. (1954). Hyphal systems as aids in identification of species and genera of the *Polyporaceae*. The Brit. Mycol. Soc. Trans., 37, 1. — Hansen L. (1958). On the Anatomy of the Danish Species of *Ganoderma*. Saetr. Bot. Tiddskr., 54. — Kotlaba F. a. Z. Pouzar. (1957). Poznámky k třiděni evropských chorošů. Česká mykol., XI, 3.

Биологическое отделение
Академии наук СССР,
Москва
и
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

THE BRACKET-FUNGI (*POLYPORACEAE*) OF THE GAME SANCTUARY «KRASNIY LES» (KRASNODAR TERRITORY)

By Yu. V. Sinadsky and M. A. Bondartzeva

SUMMARY

The occurrence and abundance of a number of bracket-fungi belonging to the family *Polyporaceae* in the game sanctuary «Krasnyy Les» (Krasnodar Territory) have been studied.

It was established that several species grow on live trees causing the decay of the latter and, finally, their destruction. The character of rot caused by different fungi is described and the specific morphological and anatomical features of the fungi studied in the given habitat are characterized.

ТОМ 47 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1962, № 1

А. А. Шахов, В. С. Хазанов, С. А. Станко и Л. Ф. Остапович

ФОТОАДАПТАЦИЯ И ФОТОРЕАКТИВАЦИЯ У РАСТЕНИЙ В ГОРАХ

(Получено 15 VIII 1961)

Важнейшей проблемой эволюционной физиологии растений является проблема использования растениями света в процессе их приспособления к различным температурно-световым условиям.

Б. А. Келлер (1948), рассматривая в своей книге «Основы эволюции растений» пути повышения урожайности, обращал внимание на то, что возможности увеличения поглощаемой растениями солнечной энергии «использованы пока еще очень недостаточно». В связи с необходимостью и возможностью получения высоких урожаев сельскохозяйственных культур Келлер считал, что перед нами с новой силой встает вопрос об усвоении света зелеными растениями.

Действительно, проблема повышения коэффициента использования растениями солнечной энергии на фотосинтез является «мировой» первоочередной эколого-физиологической проблемой, которая может быть решена при ближайшем и непосредственном участии в ней физиологов, биофизиков и биохимиков.

Одним из новых и перспективных подходов в разработке этой проблемы является энергетический подход. Будучи связан с большими методическими трудностями, он только начинает развиваться, несмотря на то, что энергетические процессы составляют основу жизни растения.

Разрабатывая проблему фотоэнергетики растений на Крайнем Севере, мы, по-видимому, впервые нашли, что в процессе приспособления растений в поколениях к условиям Заполярья увеличивается поглощение листьями лучистой энергии видимого света и ближней инфракрасной радиации (Шахов, 1958; Шахов, Станко, Хазанов и Дьяконов, 1959). Такая эколого-физиологическая перестройка в поколениях более всего была выражена в области инфракрасной радиации.

Это давало основание предполагать, что в ином световом климате, например в высокогорьях, также можно наблюдать зависимость спектральных свойств растений от интенсивности и состава солнечной радиации.

В данном исследовании использовался тот самый фотоинтегрирующий прибор нашей конструкции, что был описан ранее (Шахов, Хазанов и Станко, 1961). Листья облучались белым солнечным светом.

Ввиду того, что примененные нами в 1960 г. светофильтры не были достаточно узкополосными, проведенные на Севере эксперименты были частично повторены в условиях Крыма и Памира.

В отличие от предыдущих исследований на этот раз для монохроматизации света нами использованы интерференционные светофильтры, выполненные по специальному заказу. Для полной монохроматизации пропущенного или отраженного листом света устанавливалось последовательно по два одинаковых интерференционных фильтра на каждую

спектральную полосу. Применены фильтры с длиной волны (λ в mμ): 400, 433, 548, 578, 621, 645, 660, 698, 730, 860.

В предыдущих наших работах было обращено внимание на следующее.

1. В процессе приспособления растений в поколениях к условиям Заполярья увеличивается поглощение листьями видимого света и, особенно, ближней инфракрасной радиации.

2. Ближняя инфракрасная радиация поглощается листом значительно сильнее, чем это считалось ранее.

3. Выращивание растений при измененном спектральном составе и интенсивности облучения значительно меняет спектральные свойства листьев.

4. В зависимости от интенсивности и спектрального состава облучения наблюдаются мгновенные изменения поглощения.

В результате экспериментов 1961 г. данные о возможности мгновенных изменений поглощения не подтвердились.

Полностью подтверждены данные о световой адаптации растений в поколениях, проявляющейся в возрастании поглощения инфракрасных лучей, о высоком поглощении листом инфракрасной радиации и о влиянии спектрального состава и интенсивности излучения при выращивании растений ва спектральные свойства листьев.

Поэтому мы продолжаем отстаивать точку зрения о большой зависимости спектральных свойств растений от условий и о наличии световой адаптации в поколениях. Данные некоторых исследователей о постоянстве спектральных свойств представляются нам ошибочными.

Приводимые нами материалы получены в Памирском ботаническом саду (2340 м над ур. м.) и на Памирской биологической станции (Восточный Памир, биостанция в районе Чечекты, 3860 м над ур. м.). Кроме того, отдельные растения, произрастающие на вершине Зор-Чечекты на высоте 4750 м над ур. м. и выкопанные с землей, были доставлены на биостанцию (3860 м), где у них вскоре определялись спектральные свойства.

Как известно, в горах интенсивность солнечной радиации достигает высоких величин. В этом отношении особенно отличается Памир, где при большой прозрачности, малой облачности и небольшой величине фактора мутности атмосферы, солнечная радиация, богатая ультрафиолетовыми лучами, достигает показателей, приближающихся к существующим в высших слоях земной атмосферы (Заленский, 1944).

Качественной особенностью солнечной радиации на Памире является высокое содержание ультрафиолета.

Актинометрические исследования физика Ю. Л. Соколова на Восточном Памире показали, что интенсивность излучения в области 290—320 mμ на высоте 4000 м над ур. м. в полуденное время в 40 раз больше, чем на уровне моря.

Своеобразие горных температурно-световых условий влияет на рост и развитие растений. Как отметил А. В. Гурский (1957), растения в Памирском ботаническом саду характеризуются рядом биологических особенностей.

Как же культивируемые на большой высоте сельскохозяйственные растения реагируют на интенсивное солнечное облучение и специфические температурные условия? Имеется ли у сельскохозяйственных культур световое приспособление? Если оно имеется, то в чем его особенности, и какое оно имеет значение в жизнедеятельности высокогорных растений?

Проведенное нами изучение спектральных свойств листьев, как будет показано ниже, дает некоторое представление об особенностях влияния высокогорного температурно-светового режима на растения.

В результате изучения спектральных свойств листьев растений, имевших несколько генераций в условиях Памира на высоте 3860 м над ур. м.,

отчетливо выявлено их световое приспособление, или фотоадаптация. Фотоадаптация в этих условиях при переносе растений в высокогорье и последовательном пересеве проявляется в увеличении содержания пигментов в листьях, в возрастании поглощения лучистой энергии и усилении фотосинтеза. В процессе фотоадаптации спектральные свойства растений претерпевают

ТАБЛИЦА 1

Спектральные свойства листьев ячменя 'Нутанс' разных репродукций (Чечекты, 3860 м над ур. м., 16—17 часов, 7 VII 1961)

Длина волны, (λ) в mμ	Оригинал			Первая репродукция			Четвертая репродукция		
	отражение	пропускание	поглощение	отражение	пропускание	поглощение	отражение	пропускание	поглощение
400	2.2	0.3	97.5	3.3	0.7	96.0	2.8	0.3	96.8
433	5.3	1.1	93.6	7.1	0.6	92.3	4.7	0.0	95.3
548	11.0	13.4	75.6	11.0	9.1	79.9	11.8	9.6	78.6
578	9.9	10.0	80.1	10.0	6.8	83.2	8.2	6.3	85.5
621	7.4	5.5	87.1	7.0	3.8	89.2	6.6	5.5	87.9
645	6.2	5.3	88.5	7.2	4.0	88.8	6.8	4.6	88.6
660	6.7	3.6	89.7	5.1	1.4	93.4	5.2	1.7	93.1
698	9.4	7.2	83.4	8.6	4.4	87.0	8.5	5.2	86.3
730	25.5	36.8	37.7	29.0	27.5	43.5	32.0	22.4	45.6
860	49.0	37.0	14.0	42.7	43.0	14.3	41.2	30.0	28.8

изменения, которые влекут за собой не уменьшение поглощения более мощной радиации, а наоборот, большее ее поглощение. Сказанное подтверждается следующими материалами (табл. 1—3).

При сопоставлении спектральных свойств листьев ячменя 'Нутанс' разных репродукций (табл. 1) видно, что уже в первой высокогорной репродукции листья поглощают больше желто-зеленых (λ 548, 578 mμ) и красных (λ 621, 660, 698, 730 mμ) лучей по сравнению с оригиналом. Поглощение же сине-фиолетовых лучей практически не изменяется. В четвертой репродукции по сравнению с оригиналом и первой репродукцией поглощение ближней инфракрасной радиации увеличивается вдвое. Поглощение зеленых и красных лучей осталось на прежнем высоком уровне. Таким образом, в четвертом поколении, в отличие от первого, фотоадаптация носила более выраженный спектральный характер, затрагивая в основном инфракрасную область.

У ячменя 'Паллидум 4' (табл. 2) фотоадаптация обнаруживается даже в седьмом поколении и проявляется в увеличении поглощения по всему

ТАБЛИЦА 2

Спектральные свойства листьев ячменя 'Паллидум 4' разных репродукций (Чечекты, 3860 м над ур. м., 8—9 часов, 6 VII 1961)

Длина волны, (λ) в mμ	Оригинал			Пятая репродукция			Седьмая репродукция		
	отражение	пропускание	поглощение	отражение	пропускание	поглощение	отражение	пропускание	поглощение
400	4.4	1.1	94.5	3.0	0.3	96.7	3.9	0.6	95.5
433	5.6	2.3	92.1	4.6	1.1	94.3	7.3	0.3	92.4
548	16.0	17.6	66.4	10.5	14.0	75.5	13.5	5.4	81.1
578	11.8	13.5	74.7	17.5	13.8	72.7	8.6	3.5	87.9
621	9.5	10.7	79.8	9.4	11.8	78.8	8.5	2.2	89.3
645	7.9	7.6	84.5	10.0	6.3	83.0	7.4	2.0	90.6
660	5.9	5.3	88.8	5.9	6.8	87.3	6.6	0.7	92.7
698	11.8	12.6	75.6	14.4	6.7	78.9	9.0	2.4	88.6
730	34.3	40.0	25.7	30.0	39.0	30.9	34.7	18.7	46.6
860	42.2	43.0	14.8	47.0	36.2	16.8	38.4	32.0	29.6

спектру от синих до инфракрасных лучей. Наибольшие изменения происходят в желто-зеленой и инфракрасной областях спектра. В седьмом поколении фотоадаптация выразилась в повышении поглощения листьями лучистой энергии почти на 15% в указанных спектральных областях.

Фотоадаптация заметно выражена также у других ячменей (табл. 3).

У северного сорта ячменя 'Полярный 14', обладающего, по нашим данным, высокой светопоглощающей способностью в Заполярье, фотоадаптация у третьей горной репродукции выражена в области видимого спектра от синих до дальних красных лучей. Она выразилась в увеличении поглощения желто-зеленых и дальних красных лучей на 5%. Увеличение поглощения «инфракрасного хвоста», характерное для этого ячменя на Севере, здесь не выражено.

ТАБЛИЦА 3

Спектральные свойства листьев ячменя 'Полярный 14' разных репродукций (Чечекты, 3860 м над ур. м., 12—13 часов, 6 VII 1961)

Длина волны (λ), (в mμ)	Оригинал			Третья репродукция		
	отражение	пропускание	поглощение	отражение	пропускание	поглощение
400	2.2	0.0	97.8	3.1	0.2	96.7
433	4.2	0.4	95.4	3.8	1.1	95.1
548	12.6	14.5	72.9	11.4	10.3	78.3
578	9.5	10.0	80.5	7.6	6.4	86.0
621	7.5	7.0	85.5	5.4	4.9	89.7
645	5.6	4.5	89.9	5.1	3.4	91.5
660	6.5	2.5	91.0	5.8	2.6	91.6
698	8.2	6.0	85.8	6.4	4.3	89.3
730	28.7	32.0	39.3	26.7	28.8	44.5
860	37.4	50.0	12.6	41.2	45.0	13.8

Не приводя таблицы с соответствующими данными, можно указать, что у ячменя 'Параллелум' фотоадаптация в пятой репродукции по сравнению с первой более всего проявилась в области инфракрасного спектра. Лучи этой области поглощаются листьями пятой репродукции в количестве 25% вместо 18 у первой репродукции (оригинальные растения не выращивались). Судя по поведению вышеотмеченных ячменей, усиление поглощения инфракрасных лучей листьями может наступить в более поздних генерациях растений.

Корнеплодные культуры на Памире характеризуются высоким уровнем поглощения лучистой энергии от ультрафиолета до инфракрасной радиации (табл. 4). Так как в нашем распоряжении не было растений

ТАБЛИЦА 4

Спектральные свойства листьев репы, брюквы и редьки (Чечекты, 3860 м над ур. м., 6 VII 1961)

Длина волны, (λ) (в mμ)	'Репа Петровская' (10—12 часов)			'Репа местная синяя' (10—12 часов)			'Брюква Красносельская' (10—12 часов)			'Редька зимняя белая' (17 часов)		
	отражение	пропускание	поглощение	отражение	пропускание	поглощение	отражение	пропускание	поглощение	отражение	пропускание	поглощение
400	3.6	0.3	96.1	3.6	0.6	95.8	3.6	0.0	96.4	4.0	0.0	96.0
433	6.5	1.6	91.9	5.5	1.0	93.5	5.7	0.0	94.3	6.6	5.1	88.3
548	13.8	10.3	75.9	13.8	8.3	77.9	12.2	10.9	76.9	17.4	7.0	75.6
578	10.1	7.8	82.2	11.4	5.8	82.8	9.1	6.8	84.1	13.2	4.6	82.2
621	8.9	6.9	84.2	8.2	3.2	88.6	7.4	3.8	88.8	9.5	2.5	88.0
645	8.8	3.5	87.7	8.8	2.8	88.4	6.3	3.1	90.6	9.3	2.3	88.4
660	6.2	1.4	92.4	7.4	0.9	91.7	8.0	1.2	90.8	8.6	0.8	90.6
698	9.7	5.7	84.6	10.4	4.2	85.4	9.5	5.6	84.9	11.4	3.1	85.5
730	33.4	30.6	36.0	33.4	27.4	39.2	34.4	28.8	36.8	38.4	25.0	36.6
860	45.5	42.5	12.0	48.8	35.0	16.2	46.0	40.0	14.0	52.4	32.5	15.1

разных репродукций, то в табл. 4 приводятся данные по растениям первого года выращивания (оригинал). Однако и эти данные свидетельствуют о высоком поглощении сизо-зелеными листьями этих растений лучей желто-зеленой области спектра.

У растений нивального пояса (близ ледников) листья темно-зеленые, сизые, содержащие антоциан. У таких растений, произрастающих на высоте около 5000 м, поглощение лучистой энергии по всему видимому спектру очень велико, составляя 80—90%. На границе видимого света (λ 730 mμ) поглощение составляет 30—50%, а инфракрасных лучей поглощается от 13 до 27% (табл. 5).

ТАБЛИЦА 5

Спектральные свойства листьев растений нивального пояса (Зор-Чечекты, 4750 м над ур. м., 9—10 часов, 7 VII 1961)

Длина волны, (λ) в mμ	*Primula moorkroftiana*			*Primula turkestanica*			*Swertia marginata*			*Oxygraphis glacialis*		
	отражение	пропускание	поглощение	отражение	пропускание	поглощение	отражение	пропускание	поглощение	отражение	пропускание	поглощение
400	4.1	0.0	95.9	6.5	0.0	93.5	3.9	0.0	96.1	4.1	0.0	95.9
433	5.2	0.0	94.8	7.3	0.3	92.4	5.5	0.0	94.5	6.7	0.0	93.3
548	7.2	2.0	90.8	17.1	3.9	79.0	18.4	2.0	79.6	13.2	1.5	85.3
578	7.8	1.0	91.2	13.4	2.3	84.3	13.7	2.0	84.3	10.4	2.2	87.4
621	7.8	0.4	91.8	11.5	1.9	86.6	10.4	1.5	88.1	8.1	1.5	90.4
645	9.7	0.2	90.1	11.4	0.7	87.9	9.3	0.7	90.0	7.6	1.7	90.7
660	7.9	0.1	92.0	10.2	0.4	89.4	7.1	0.3	92.6	6.2	0.6	93.2
698	9.9	1.3	88.8	13.5	2.3	84.2	12.5	1.8	85.7	9.0	3.2	87.8
730	33.8	12.5	53.7	41.6	25.0	33.4	43.5	14.8	41.7	37.0	30.0	33.0
860	50.0	22.4	27.6	51.0	33.0	16.0	56.0	25.5	18.5	57.8	29.0	13.2

Таким образом, на высокогорной границе произрастания растений местные дикорастущие виды, у которых в процессе эволюции имела место длительная фотоадаптация, обладают большой фотопоглощающей способностью. Такое свойство может иметь фототермическое значение в их жизнедеятельности, которая протекает у ледников на холодной почве при ежедневных ночных или утренних заморозках. Поглощая много лучистой энергии от УФ до ИК, такие «приледниковые» растения, интенсивно облучаемые коротковолновой солнечной радиацией, активно противостоят отрицательным и постоянным низким положительным температурам почвы и воздуха.

Четко выраженная в горах фотоадаптация растений, отражает эколого-физиологическую перестройку их фотосинтетического аппарата, что не может не влиять на фотосинтез. Поскольку, в результате фотоадаптации растений наблюдается рост поглощения лучистой энергии, следует ожидать, что это приведет к повышению фотосинтеза растений.

Фотосинтез определялся нами по методу Чацкого и Славика (Catsky a. Slavik, 1958) в варианте с замкнутой системой.

Оказалось, что у растений 4—7-й репродукций действительно наблюдается несколько повышенный фотосинтез (табл. 6).

Таким образом, вырисовывается положительное значение фотоадаптации для фотосинтеза, а это, конечно, должно повести к большему накоплению урожая.

С целью выявления роли ультрафиолета в фотоадаптации растений в горах мы благодаря любезности проф. А. В. Гурского могли воспользо-

ТАБЛИЦА 6

Интенсивность фотосинтеза поколений ячменя, приспосабливающегося к высокогорным условиям Восточного Памира (Чечекты, 3860 м над ур. м., 7 VII 1961)

Сорт	Репродукция	Время (часы, минуты)	Интенсивность фотосинтеза (мг CO_2 дм^2 час)
'Нутанс 27'	Оригинал	15.40—15.50	30.5
	Четвертая	15.40—15.50	31.5
'Паллидум 4'	Оригинал	13.00—13.25	24.5
	Седьмая	13.00—13.25	27.0
'Параллелум'	Оригинал	16.30—16.50	26.4
	Пятая	16.30—16.50	27.7
'Полярный 14'	Оригинал	17.00—17.20	33.4
	Третья	17.00—17.20	30.5

ваться растениями, культивируемыми в Памирском ботаническом саду (на 1500 м ниже, чем Чечекты) при дополнительном облучении искусственным источником ультрафиолета.

Однако известно, что мощное ультрафиолетовое облучение, в особенности в области короче 280 mμ, губительно, разрушающе влияет на живые организмы. Интенсивное ультрафиолетовое излучение в области 290—320 mμ также может повреждать растения.

Наряду с этим известно, что разрушающее действие коротковолнового ультрафиолета нейтрализуется или даже устраняется, если растение одновременно облучается белым светом. Это частичное или полное «обезвреживание» ультрафиолетового облучения, восстановление повреждений от УФ дневным светом, получило название фотореактивации. Явление это открыто Кельнером на спорах *Streptomyces griseum*. Благодаря фотореактивации, фотохимическая природа которой пока еще не ясна, растения могут выдерживать довольно высокое облучение коротковолновой радиацией.

В связи с этим возникли следующие вопросы: может ли дополнительное облучение ультрафиолетом вызвать фотоадаптацию? В чем специфика фотоадаптации и фотореактивации?

Мы попытались немного разобраться в этих вопросах, воспользовавшись установкой Памирского ботанического сада, созданной А. В. Гурским, Л. Ф. Остаповичем и Ю. Л. Соколовым (1961). Исследовались спектральные свойства растений, которые, кроме естественного облучения, получили дополнительную подсветку ультрафиолетом ртутно-кварцевых ламп СВДШ-250-3. Лампы были расположены на высоте 1.7 м от земли. Облучение производилось ежедневно в течение всего периода солнечного сияния. В результате опытные растения, расположенные непосредственно под лампами, получали дополнительное облучение ультрафиолетом, которое превышало естественную облученность примерно в 4 раза.

Определение спектральных свойств листьев (табл. 7) показало, что у свеклы облученные ультрафиолетом растения увеличивают поглощение света по всему спектру от УФ до ИК, но больше всего (на 10%) зеленых и инфракрасных лучей. У редиса увеличение общего поглощения менее выражено, но зато инфракрасных лучей поглощается вдвое больше. Более высокое поглощение по всему спектру и в особенности зеленых и инфракрасных лучей наблюдается у огурца (табл. 8).

ТАБЛИЦА 7

Спектральные свойства листьев свеклы и редиса, дополнительно необлученных и облученных ультрафиолетом (Памирский ботанический сад, 2340 м над ур. м., 2 VII 1961)

Длина волны, (λ) в mμ	Свекла (часы: 10.30—11.0)						Редис (часы: 10—10.30)					
	необлученная			облученная			необлученный			облученный		
	отражение	пропускание	поглощение	отражение	пропускание	поглощение	отражение	пропускание	поглощение	отражение	пропускание	поглощение
400	4.8	0.6	94.6	4.8	0.2	95.0	3.0	0.8	96.2	4.7	0.3	95.0
433	4.8	1.4	93.8	5.1	0.3	94.6	6.1	0.7	93.2	4.3	0.0	95.7
548	17.9	14.0	68.1	10.0	8.3	81.7	11.4	11.0	77.6	10.7	10.0	79.3
578	11.0	7.8	81.2	8.9	5.4	85.7	8.6	6.0	85.6	10.5	6.6	82.9
621	8.5	4.8	86.7	6.4	3.9	89.7	7.4	4.1	88.5	8.4	3.5	88.1
645	8.0	3.3	88.7	6.5	1.6	91.9	7.0	3.5	89.5	7.0	2.1	90.9
660	7.5	1.4	91.1	6.0	0.8	93.2	6.2	1.7	92.1	5.3	1.2	93.5
698	10.1	4.2	85.7	7.7	3.3	89.0	7.4	3.1	89.5	6.6	2.8	90.6
730	33.3	29.8	36.9	28.7	28.2	43.1	30.5	28.8	40.7	30.7	27.2	42.1
860	47.0	43.0	10.0	43.0	39.0	18.0	50.5	40.0	9.5	43.9	37.1	19.0

ТАБЛИЦА 8

Спектральные свойства листьев огурца и фасоли, дополнительно необлученных и облученных ультрафиолетом (Памирский ботанический сад, 2340 м над ур. м., 2 VII 1961)

Длина волны, (λ) в mμ	Огурец (часы: 11.25—11.40)						Фасоль (часы: 13—13.30)					
	необлученный			облученный			необлученная			облученная		
	отражение	пропускание	поглощение	отражение	пропускание	поглощение	отражение	пропускание	поглощение	отражение	пропускание	поглощение
400	4.6	0.2	96.2	2.4	0.1	97.5	3.6	0.0	94.4	2.9	0.2	96.9
433	5.7	3.6	90.7	4.0	0.1	95.9	4.7	0.6	94.7	5.0	0.6	94.4
548	12.8	14.5	72.7	8.6	7.9	83.5	12.3	10.6	77.1	13.8	13.9	72.3
578	7.8	9.3	82.9	6.4	4.5	89.1	9.1	6.8	84.1	12.0	10.7	77.3
621	8.8	5.5	85.7	5.2	2.6	92.2	7.0	4.7	88.3	9.5	7.2	83.3
645	4.8	3.6	91.6	5.7	2.0	92.3	5.8	4.0	90.2	8.1	5.8	86.1
660	5.0	2.3	92.7	4.4	1.2	94.4	5.6	2.3	92.1	7.1	3.0	89.9
698	7.2	6.4	86.4	5.8	3.3	90.9	7.8	4.4	87.8	10.5	6.3	83.2
730	27.8	34.0	38.2	22.8	28.4	48.8	31.6	27.4	41.0	35.6	31.0	23.4
860	45.5	51.0	3.5	43.2	44.0	12.8	46.8	38.7	14.5	46.4	39.7	13.9

В отличие от этих культур, положительно реагирующих на дополнительное ультрафиолетовое облучение, фасоль не повысила фотопоглощающую способность и не сохранила ее на прежнем уровне, а даже понизила ее. Как оказалось, фасоль, исследованная в фазе цветения, отрицательно реагировала на ультрафиолет, ее рост уменьшался по мере приближения к лампам. Однако влияние дополнительного ультрафиолета не остается бесследным для потомства. Спектральные свойства потомства фасоли от родительских растений, которые в предыдущем году облучались слабо (на расстоянии 10—12 м от лампы) и сильно (на расстоянии 1.2—1.5 м), оказались различными. Как видно из табл. 9, у сильно облученных родителей потомство характеризуется увеличенным поглощением лучистой энергии. Таким образом, дополнительным искусственным ультрафиолетовым облучением получен такой же эффект, какой мы наблюдали у различных сортов ячменя в процессе естественной многолетней фотоадаптации на высоте 3860 м над ур. м.

Поскольку дополнительно облученные растения, располагавшиеся под лампами, имели гофрированную поверхность листовой пластинки иногда с признаками ожогов, на лицо было влияние «эритемной» дозы облучения. Однако имела ли при этом место фотореактивация как фотохимический процесс? Повышенное поглощение лучистой энергии листьями облученных растений, по-видимому, свидетельствует в пользу наличия процесса фотореактивации. Стимулирующее действие облучения проявилось в том, что облученные растения имели более высокий фотосинтез (табл. 10).

Искусственно облученные ультрафиолетом растения, обладающие активной способностью к фотоадаптации, должны иметь более мощный пигментный аппарат. Действительно, у облученных растений содержится почти в полтора раза больше хлорофилла a и в полтора-два раза более каротиноидов (табл. 11).

ТАБЛИЦА 9

Спектральные свойства потомства фасоли в зависимости от интенсивности дополнительного ультрафиолетового облучения родительских растений (Памирский ботанический сад, 2340 м над ур. м., 12 часов, 11 VII 1961)

Длина волны (λ) (в mμ)	Слабое облучение			Сильное облучение		
	отражение	пропускание	поглощение	отражение	пропускание	поглощение
400	3.4	0.0	96.6	3.4	0.0	96.6
433	4.3	1.1	94.6	4.0	1.0	95.0
548	12.8	15.5	71.7	10.3	9.4	80.3
578	8.7	11.3	80.0	8.2	6.7	85.1
621	6.1	7.6	86.3	6.2	4.0	89.8
645	5.0	6.7	88.3	5.4	2.1	92.5
660	4.7	3.5	91.8	5.1	1.5	93.4
698	7.1	7.5	85.4	7.2	4.1	88.7
730	31.4	38.7	29.9	30.5	28.0	41.5
860	41.6	47.0	11.4	48.2	40.0	11.8

Для определения пигментов хроматографическим методом с последующим определением на спектрофотометре СФ-4 растения с комом влажной земли в ящике были с Памира в тот же день доставлены самолетом в лабораторию (Москва). Анализ пигментов произведен на следующий день.

ТАБЛИЦА 10

Интенсивность фотосинтеза дополнительно необлученных и облученных ультрафиолетом растений (в мг CO_2/дм^2 час; 2 VII 1961)

Растение	Вариант	Время (часы, минуты)	Интенсивность фотосинтеза
Свекла сахарная	Контроль	11.45—12.00	19.4
	Облученная	11.45—12.00	23.4
Редис красный с белым кончиком	Контроль	13.00—13.25	21.2
	Облученный	13.00—13.25	22.6
Фасоль	Контроль	13.35—13.50	23.1
	Облученная	13.35—13.50	24.0
Подсолнечник	Контроль	15.00—15.20	16.7
	Облученный	15.00—15.20	16.8
Кольраби	Контроль	15.35—15.45	14.2
	Облученная	15.35—15.45	16.8
Огурцы	Контроль	15.50—16.00	19.0
	Облученные	15.50—16.00	25.0

ТАБЛИЦА 11

Содержание пигментов у растений дополнительно облученных ультрафиолетом (в мг/дм²; 13 VIII 1961)

Растения	Вариант	Хлорофилл				Каротиноиды			
		a	$в$	$a+в$	$a:в$	каротин	лютеин	виолаксантин	сумма
Кольраби	Контроль	1.3	0.45	1.75	2.9	0.256	0.130	0.090	0.476
	Облученная	3.1	0.36	3.46	8.6	0.330	0.280	0.260	0.870
Свекла сахарная	Контроль	1.21	0.32	1.53	3.0	0.250	0.193	0.127	0.570
	Облученная	1.46	0.33	1.79	4.4	0.296	0.230	0.177	0.703
Редис красный с белым кончиком	Контроль	0.95	0.28	1.23	3.7	0.130	0.080	0.090	0.300
	Облученный	1.44	0.25	1.69	5.7	0.230	0.210	0.200	0.640

Учитывая это обстоятельство, мы рассматриваем данные по пигментам как предварительные. Однако они хорошо согласуются с данными ряда авторов, показавших, что под влиянием повышенной интенсивности радиации, в особенности коротковолновой, повышается синтез и содержание хлорофилла a и каротиноидов. Кроме повышения содержания пластидных пигментов у облученных ультрафиолетом растений, следует ожидать более высокого количества антоцианов, сильно поглощающих зеленые лучи, а также флавоноидных пигментов (флавоны и флавонолы), имеющих максимумы поглощения в ультрафиолетовой области спектра (Гейсман, 1960).

Следовательно, есть основания считать, что световая адаптация и реактивация тесно между собою связаны на фотохимической пигментной основе. Поскольку фотоадаптация растений в горах охватывает весь спектр от УФ до ИК, то для разработки проблемы фотоэнергетики растений представляет большой интерес вопрос о взаимодействии между ультрафиолетом и другими областями спектра. Именно на этой основе могут значительно расшириться наши представления о фотореактивации.

Спектр действия фотореактивации исследован очень недостаточно. А. П. Дубров (1960) использовал в качестве показателя фотореактивации способность эпидермальных клеток лука накапливать в вакуолях флуорохром акридиновый оранжевый. Оказалось, что в этом случае спектр действия фотореактивации (восстановление нормальной сорбции флуорохрома) приходится на область с длиной волны 380—420 mμ.

Как отмечалось в наших опытах, в результате сильного дополнительного УФ-облучения увеличивается поглощение листом лучистой энергии по всему исследованному спектру. Поэтому листья почти не имели некротических участков. Это дает основание считать, что в условиях большого УФ-облучения (естественного и дополнительного искусственного) фотореактивация выражена достаточно сильно. Можно предполагать, что для разных физиологических процессов и клеточных структур фотореактивация осуществляется лучами определенных спектральных областей. Возможно, максимум реактивирующего действия лучей отдельных спектральных областей совпадает с максимумами их поглощения. Тогда в процессе дополнительного облучения ультрафиолетом фотореактивация может быть одной из причин спектральной фотоадаптации.

Выводы

1. В условиях высокогорья на Восточном Памире (3860 м над ур. м.) с помощью фотоинтегрирующего прибора со сдвоенными интерференционными светофильтрами установлена фотоадаптация у растений в поколениях.

В процессе фотоадаптации увеличивается поглощение листьями лучистой энергии по всему спектру от УФ до ИК, но особенно заметно в ближней инфракрасной и желто-зеленой частях спектра.

2. Мощное (естественное плюс искусственное) ультрафиолетовое облучение, в десятки раз превышающее таковое в умеренной зоне на уровне моря, не только не убивает растения, но для ряда сельскохозяйственных культур оказалось положительно действующим.

У местных дикорастущих растений с высоты около 5000 м в силу анатомо-физиологических особенностей их листьев поглощение в области видимого света составляет 80—90%.

3. Дополнительное облучение растений ультрафиолетом на высоте 2340 м над ур. м. в результате процессов фотореакции также вызывает у большинства видов увеличение поглощения лучистой энергии по всему спектру, особенно в ближней инфракрасной и желто-зеленой частях спектра. Дополнительное облучение растений ультрафиолетом обусловило у семенного потомства (фасоль) увеличенное поглощение лучистой энергии.

4. Полученные данные доказывают, что спектральные свойства растений находятся в большой зависимости от спектрального состава и интенсивности радиации. При дополнительном ультрафиолетовом облучении эти свойства весьма отчетливо меняются. Не подтвердилось наблюдавшееся ранее на Севере сильное мгновенное изменение поглощения лучистой энергии листьями в ближней инфракрасной области спектра в зависимости от интенсивности и состава радиации.

5. Фотоадаптация растений при дополнительном облучении их ультрафиолетом вызывает увеличение содержания хлорофилла a и каротиноидов в листьях и соответствующее возрастание фотосинтеза.

ЛИТЕРАТУРА

Гейсман Т. (1960). Антоцианы, халконы, ауроны, флавоны и родственные им водорастворимые растительные пигменты. В сб. «Биохимические методы анализа растений». — Гурский А. В. (1957). Основные итоги интродукции древесных растений в СССР. — Гурский А. В., Л. Ф. Остапович и Ю. Л. Соколов. (1961). Влияние горных условий на растения. Второе совещ. по вопросам освоения флоры и растит. высокогорий. Тез. докл., Л. — Дубров А. П. (1960). О фотореактивации растительных клеток. Биофизика. V, 4. — Заленский О. В. (1944). Фотосинтез и дыхание культурных растений в условиях Восточного Памира. Изв. Таджикск. ФАН СССР, 8. — Шахов А. А. (1958). Фототермическое приспособление растений на Севере. Изв. Карельск. и Кольск. филиалов АН СССР, 4. — Шахов А. А., С. А. Станко, В. С. Хазанов и Ф. С. Дьяконов. (1959). Спектральные свойства растений. Бот. журн., 12. — Шахов А. А., В. С. Хазанов и С. А. Станко. (1961). Об истинных спектральных свойствах растений. Бот. журн., 2. — Catsky J. a. B. Slavik. (1958). Planta, 51, 1.

Институт физиологии растений
им. К. А. Тимирязева
Академии наук СССР,
Москва.
Всесоюзный научно-исследовательский
светотехнический институт
Москва
и
Памирский ботанический сад
Академии наук Таджикской ССР,
г. Хорог.

PHOTOADAPTATION AND PHOTOREACTIVATION OF PLANTS IN THE MOUNTAINS

By A. A. Shakhov, V. S. Khazanov, S. A. Stanko and L. F. Ostapovich

SUMMARY

In the Pamirs, at the altitude of 3860 m the process of photoadaptation in plants from generation to generation has been established by means of a photointegrating instrument with the interference light filters. Absorption of the radiant energy by the leaves was observed to increase in the course of photoadaptation throughout the spectrum from the ultra-violet to the infra-red.

Additional ultra-violet irradiation of plants at the altitude of 2340 m was observed to induce an increase of the absorption of the radiant energy throughout the spectrum, provided the process of photoreactivation was going on at the same time.

It has been shown that the spectral characteristics of plants depend to a great extent on the spectral composition and on the intensity of the radiation. These characteristics are distinctly changed as the result of the additional ultra-violet irradiation.

ТОМ 47 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1962, № 1

Л. А. Лебеденко

КРАТКАЯ АНАТОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ВАЖНЕЙШИХ ЛЕСОПРОМЫШЛЕННЫХ ДРЕВЕСИН ЭФИОПИИ

С 4 таблицами рисунков

(Получено 10 IX 1961)

Профессор М. С. Яковлев (1960) любезно передал нам для анатомического описания небольшую коллекцию древесин, привезенную им из Главного лесного управления в Аддис-Абебе и заключавшую 13 видов, относящихся к важнейшим древесным породам, используемых в лесной промышленности Эфиопии.

Виды эти следующие: 1) *Podocarpus gracilior* Pilger, 2) *Juniperus procera* Hochst., 3) *Celtis kraussiana* Bernh., 4) *Hagenia abyssinica* (Bruce) Gmelin, 5) *Pygeum africanum* Hook. f., 6) *Albizzia schimperiana* Oliver, 7) *Ekebergia ruepelliana* (Fres.) Rich., 8) *Apodytes dimidiata* E. Mey., 9) *Syzygium guinense* (Willd.) DC., 10) *Polyscias ferruginea* (Hiern.) Harms, 11) *Amingeria altissima* (A. Chev.) Aubrev. et Pellegrin, 12) *Olea hochstetteri* Bauer, 13) *Cordia abyssinica* R. Br.

Лесные богатства Эфиопии плохо изучены и по древесинам этой страны имеется всего несколько итальянских работ, относящихся к времени итальянской оккупации (например: Giordano, 1940, 1943). Между тем, леса в Эфиопии занимают довольно значительные площади и в стране в известных масштабах ведется их эксплуатация. Учитывая все возрастающие деловые и культурные связи между Эфиопией и Советским Союзом, нам казалось интересным дать самую краткую характеристику важнейших древесин этой страны.

Эфиопия среди других тропических африканских стран отличается некоторым своеобразием рельефа и растительности (Генин, 1960). Это в основном горная страна, большая часть которой расположена на высоком Абиссинском нагорье. Средняя высота нагорья 1800—2000 м над ур. м., но некоторые горные вершины превышают 4000 м. Нагорье пересекается сбросовой впадиной («Великая впадина»), идущей через всю страну с северо-запада на юго-запад, от Красного моря до озера Рудольф. На северо-востоке Эфиопии, где впадина расширяется, расположена пустынная равнина Данакиль, отдельные участки которой на севере лежат ниже уровня океана.

Рельеф страны определяет и характер растительности. Прежде всего здесь мы имеем смешение различных флористических элементов — палеотропических, южноафриканских и средиземноморских. Вертикальная зональность в Эфиопии выражена особенно отчетливо. В нижнем поясе страны, который расположен до высоты 1700 м и характеризуется жарким тропическим климатом, преимущественно развиты саванны и

светлые леса, хотя встречаются и типичные пустынные ландшафты. Характернейшими растениями эфиопских саванн, а также и пустынь, являются акации и мимозовые вообще. В лесопромышленном отношении это наиболее освоенная зона.

Средний пояс занимает высоты от 1700 и до 2000 м. В этом поясе сконцентрирована основная масса населения страны и наибольшая часть ее возделываемых под сельскохозяйственные культуры земель. Основные типы растительности здесь — горные степи и луга. В этом поясе множество акаций и всякого рода кустарников вообще, и ландшафт носит характер лесостепи.

Верхний пояс, расположенный на высотах выше 2000 м, отличается своеобразным горно-тропическим климатом (климат вечной весны). Высокогорные леса на нижних участках склонов напоминают влажнотропические леса равнин и характеризуются большим числом общих с ними пород. Выше флористический состав этих лесов изменяется. Появляются новые породы, часть которых образует почти чистые древостои (Обревилль, 1960). Так, целые леса на большой высоте (до 3500 м) образуют *Olea hochstetteri* и *Hagenia abyssinica*. В лесах этого пояса довольно высок удельный вес хвойных пород. Хвойные леса более высоких местообитаний включают можжевельник (*Juniperus procera*) и ногоплодник (*Podocarpus gracilior*), обычно образующие смешанные с широколиственными породами древостои. Можжевельник является выраженным ксерофитом и встречается на высотах 2500—2700 м. Подлесок в этих лесах, местами очень густой, образован вечнозелеными кустарниками. Леса эти представляют единственное в своем роде зрелище, так как ни в какой другой части света нельзя увидеть хвойные деревья северного пояса, увешанные гирляндами лиан, так же густо переплетающихся как лианы тропического леса. Эти можжевеловые леса простираются от Эритреи и Эфиопии вплоть до горы Рунгве (к северу от озера Ньяса).

Общая лесная площадь Эфиопии довольно значительна и составляет около 8 с половиной миллионов га (География лесных ресурсов земного шара, 1960). Из них, однако, освоены только 800 тыс. га, причем большая часть освоенной лесной территории (600 тыс. га) расположена в Эритрее, а в собственно Эфиопии освоено лишь 200 тыс. га. Почти все леса Эритреи (входящей в состав Эфиопии, но пользующейся автономией) являются государственной (352 тыс. га) или общественной собственностью (резервированы для нужд отдельных племен 250 тыс. га), в то время как в собственно Эфиопии почти все освоенные леса (88% — 175 тыс. га) находятся в частном владении.

Заготовки древесины в Эфиопии относительно значительны и в 1957 г. составляли более 8 млн куб. м, хотя подавляющее количество этой древесины шло на топливо. Производство пиломатериалов в Эфиопии очень ограничено и составляло в 1956 г. около 48 тыс. куб. м. Любопытной особенностью лесной промышленности Эфиопии, резко отличающей ее в этом отношении от большинства стран тропического пояса, является преобладание в деловой древесине хвойных пород — можжевельника и ногоплодника (примерно 44 тыс. куб. м из общей продукции в 48 тыс. куб. м в 1956 г.). За исключением древесины этих видов, свойства которых хорошо известны, остальные древесины Эфиопии почти не изучены. Местное население лесных районов называет древесные растения различными названиями, что часто вызывает путаницу при пользовании литературными данными.

Эфиопия населена многими разнообразными народностями, говорящими на различных языках. Северные области населяют тигре, которые распадаются на две группы — тигринья и собственно тигре. К югу от р. Таккаве расселяются амхара. В настоящее время язык амхара является государственным. Южнее области Амхара живут галла, наиболее многочисленная группа населения (около 5 млн). В восточной части Эфиопии, а также в Республике Сомали, живет большая группа племен Сомали. Сомалийцы распадаются на ряд групп, говорящих на разных диалектах. Севернее их живут данакиль, кочевники-скотоводы, говорящие на языке, относящемся к той же лингвистической группе, что и галла и сомали. В южной части Эфиопии живут народы, объединяемые общим названием сидама. Вдоль западных границ Эфиопии расселяются многочисленные негрские племена, говорящие на языках суданской группы. Главнейшие из них — барея и кунама, живущие в пределах нынешней Эритреи. Господствующий амхарский язык относится к группе семитских языков, но с заметными следами хамитских влияний (галла, сомали и др.) (Ольдерогге, 1936).

Как известно, флоре Эфиопии посвящены две сводные работы, отделенные друг от друга промежутком более чем в сто лет. Первой из них является работа Ришара (Richard, 1847—1851), в которой описано около 1700 видов высших растений, собранных в Эфиопии французскими ботаниками Картеп-Диллоном и Пти. Вторая сводка принадлежит перу австрийского ботаника Георга Куфодонтиса (Cufodontis, 1953—1960). Эта работа до сих пор не закончена, но уже опубликованные части охватывают большинство семейств покрытосеменных. Из этой сводки нами заимствованы указания на области распространения растений, древесина которых была нами исследована, и местные названия. Латинские названия приводятся в соответствии с данными в этом издании. Порядок расположения наших описаний следует системе Энглера, принятой Куфодонтисом. Наряду с латинскими названиями мы даем также и торговые названия, под которыми образцы древесины были переданы М. С. Яковлеву.

ХВОЙНЫЕ

Podocarpus gracilior Pilger (*Podocarpaceae*). Зигба (Zigba).

Локальные названия: legba, leggeva, sigba, siggwa, zegba, zighiba, zugba, zigba (амхара); birbirsa, birbissa, brbrsa (галла); daguccio (сидама); dschiddo (каффа).

Распространение: Эритрея, Амхара, Шоа, Галла-Сидамо, Харар. Вне Эфиопии встречается в Кении, Уганде, на севере Танганьики и на севере Трансвааля.

Древесина состоит из трахеид, лучевой и тяжевой паренхимы; смоляные ходы отсутствуют. Трахеиды с гладкими окончаниями, обильной однорядной поровостью, очертания пор округлые, внутренние отверстия округлые или овальные. Годичные кольца не выраженные. Сердцевинные лучи однорядные, до 20 клеток в высоту, многочисленные, одно-, двуслойные. На тангентальном срезе клетки лучей округлые или округло-продолговатые. На радиальном срезе лучи гомогенные, крайний слой клеток несколько выше остальных и стенки клеток в нем волнисты. Поры на полях перекреста разнообразны, со всеми переходами от купрессоидных до таксодиоидных и пицеоидных. Горизонтальные и тангентальные стенки клеток лучей гладкие. Древесная паренхима довольно обильная, диффузная; горизонтальные стенки клеток паренхимы гладкие.

Деревья до 9 м высоты и до одного метра в диаметре. Древесина яркого желто-соломенного цвета, иногда с коричневатым оттенком, груботекстурная. Древесина этого и других африканских видов ногоплодника, известная на мировых лесных рынках под общим торговым названием «подо», расценивается как первоклассный столярный материал.

Juniperus procera Hochst. (*Cupressaceae*). Тид (Tid).

Локальные названия: deet, dset. etheda, thid, sadd, zadd, zagd, deit, ted, tett (амхара); nerret. tzedi. zähdi, zeddi (тигре); saghti, tsadi, tzadi (тигринья); deiyb, deiyib, zigib, tajib (сомали); gátira (галла).

Распространение. Эритрея, Амхара, Шоа, Харар, Галла-Сидамо. Вне Эфиопии встречается в Сомалийской Республике, Кении, Уганде, Танганьике, Федерации Родезии и Ньясаленда и на юго-западе Конго (столица Леопольдвиль).

Древесина состоит из трахеид, лучевой и тяжевой паренхимы; смоляные ходы отсутствуют. Поровость трахеид преимущественно однорядная, в отдельных участках

двурядная. Поры округлые или овальные, внутренние отверстия вытянутоовальные Годичные кольца отчетливые. Сердцевинные лучи до 15 клеток в высоту, однорядные, многочисленные, одно-, двуслойные. На тангентальном срезе клетки лучей округлые и овальные. На радиальных стенках клеток лучей на полях перекреста поры купрессоидного типа в количестве 1—2. Горизонтальные стенки слабоутолщенные; тангентальные стенки тонкие, со слабо выраженными узелковыми утолщениями. Древесная паренхима приурочена к поздней древесине, где она образует короткие тангентальные полоски или распределена диффузно; ее поперечные стенки с незначительными узелковыми утолщениями.

Дерево достигает 50 м высоты и 3 м в диаметре. Древесина темно-красная или розовая, умеренно-тяжелая, отличающаяся более высокими механическими свойствами, чем у других видов можжевельника. Ценится на лесных рынках и экспортируется в виде пиломатериалов и карандашной дощечки.

ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ ДВУДОЛЬНЫЕ

Celtis kraussiana Bernh. (*Ulmaceae*). Амалака (Amalaka) (табл. I. *1*, *2*).

Локальные названия: ciai (амхара); auá, gaua, goa, haua (тигринья); ciari. motocomo (галла); bodar (сомали).

Распространение: Эритрея, Амхара, Шоа, Галла-Сидамо, Харар. Вне Эфиопии встречается в Сомалийской Республике, Кении, Уганде, Танганьике, Конго, Ньясаленде, Мозамбике, Родезии, Анголе и Южно-Африканской Республике.

Древесина состоит из сосудов, сосудистых трахеид, волокон либриформа, древесной и лучевой паренхимы. Сосуды одного типа, тонкостенные; членики сосудов с незначительными клювиками, с овальными, простыми перфорациями, расположенными на поперечных стенках у более крупных сосудов и на боковых стенках у более мелких. Межсосудистая поровость очередная, поры многочисленные, сближенные или сомкнутые; окаймления округлые или шестиугольные, внутренние отверстия округлые или овальные. Сосудистые трахеиды встречаются редко, они всегда с хорошо выраженными спиралями, но с редкими порами. Древесина рассеяннососудистая, сосуды одиночные или в парах, нередко в цепочках из трех-четырех просветов; очертания просветов округлые и овальные. Древесная паренхима обильная, в основном вазицентричная и крыловидная, последняя часто переходит в сомкнуто-крыловидную; встречается диффузная паренхима, и метатрахеальная. Лучи одно-, пятирядные, гетерогенные, на поперечном срезе лучи у́же сосудов, при встрече с сосудами часто изгибаются, при пересечении скоплений древесной паренхимы лучи расширяются; некоторые однорядные лучи четковидны. На тангентальном срезе лучи веретеновидны, обычно лучи с однорядными окончаниями; краевые и отдельные периферийные клетки по форме и величине отличаются от остальных. На радиальном срезе клетки трех типов — лежачие, обычно составляющие внутренние слои луча, квадратные и стоячие, слагающие наружные слои; отдельные лучи целиком составлены из квадратных и стоячих клеток; в клетках лучей обычны многочисленные кристаллы.

Древесина бледно-фисташкового цвета, тяжелая, без запаха, с тонкой текстурой.

Hagenia abyssinica (Bruce) Gmelin (*Rosaceae*). Коссо (Cosso) (табл. I, *3*, *4*).

Локальные названия: coso, cousso, cosso, koso, kosso-meder, (амхара); eta, eto, hatou, heto (галла); habbi (тигринья).

Распространение: Эритрея, Амхара, Галла-Сидамо, Шоа, Харар. Вне Эфиопии встречается в Кении, Уганде, Танганьике, Руанда-Урунди и Конго (столица Леопольдвиль).

Древесина состоит из сосудов, волокнистых и сосудистых трахеид, лучевой и тяжевой паренхимы. Сосуды одного типа, тонкостенные, членики сосудов короткие, без клювиков. Перфорации простые, расположенные на поперечных стенках; межсосудистая поровость очередная, поры сближенные, окаймления пор округлые или овальные, внутренние отверстия вытянутые, доходящие до границы окаймления. Древесина рассеяннососудистая, сосуды тонкостенные, одиночные или в цепочках по 2—4 просвета или в группах по 2—4. Очертания сосудов угловато-округлые или угловато-овальные. Древесная паренхима обильная, диффузная и метатрахеальная, в виде групп и полос, иногда довольно значительных, часто приуроченных к сосудам и лучам. Паренхимные тяжи часто составлены только из двух клеток. Поры на стенках паренхимы крупные, округлые. Лучи от одно- до десятирядных, чаще однорядные и широкие, пяти-, восьмирядные, гетерогенные. На поперечном срезе лучи у́же или равны диаметру сосудов, при встрече с сосудами более или менее значительно изгибаются, проходя через полосы паренхимы расширяются. На тангентальном срезе лучи веретеновидны, однорядные лучи иногда линейные; клетки лучей неоднородны — среди массы мелких клеток обычны более крупные клетки, округлые или вытянутые, краевые клетки более или менее вытянуты. На радиальном срезе клетки двух типов — лежачие, составляющие центральные слои, и стоячие, образующие один или несколько

краевых слоев. Низкие лучи иногда целиком составлены из коротколежачих и стоячих клеток; клетки лучей несут многочисленные поры на всех стенках.

Деревья до 7 м в высоту. Цветы ценятся как лекарственное средство против ленточных глистов. Встречается не только в диком виде, но и широко культивируется как лекарственное и декоративное растение. Древесина красно-бурого цвета, тяжелая, со своеобразным запахом, применяется для изготовления рукоятей инструментов и высоко ценится населением.

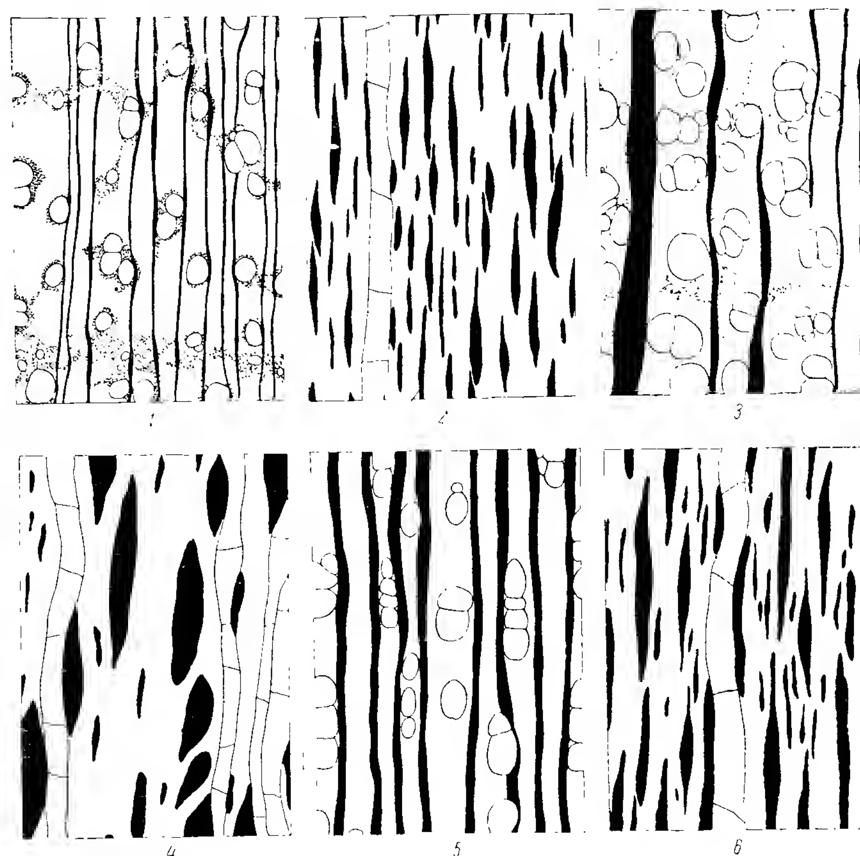


Таблица I.

Схемы строения древесин.

1 — *Celtis kraussiana* Bernh., поперечный срез (увел. 25); *2* — то же, тангентальный срез (увел. 55); *3* — *Hagenia abyssinica* (Bruce) Gmelin, поперечный срез (увел. 25); *4* — то же, тангентальный срез (увел. 55); *5* — *Pygeum africanum* Hook. f., поперечный срез (увел. 25); *6* — то же, тангентальный срез (увел. 55).

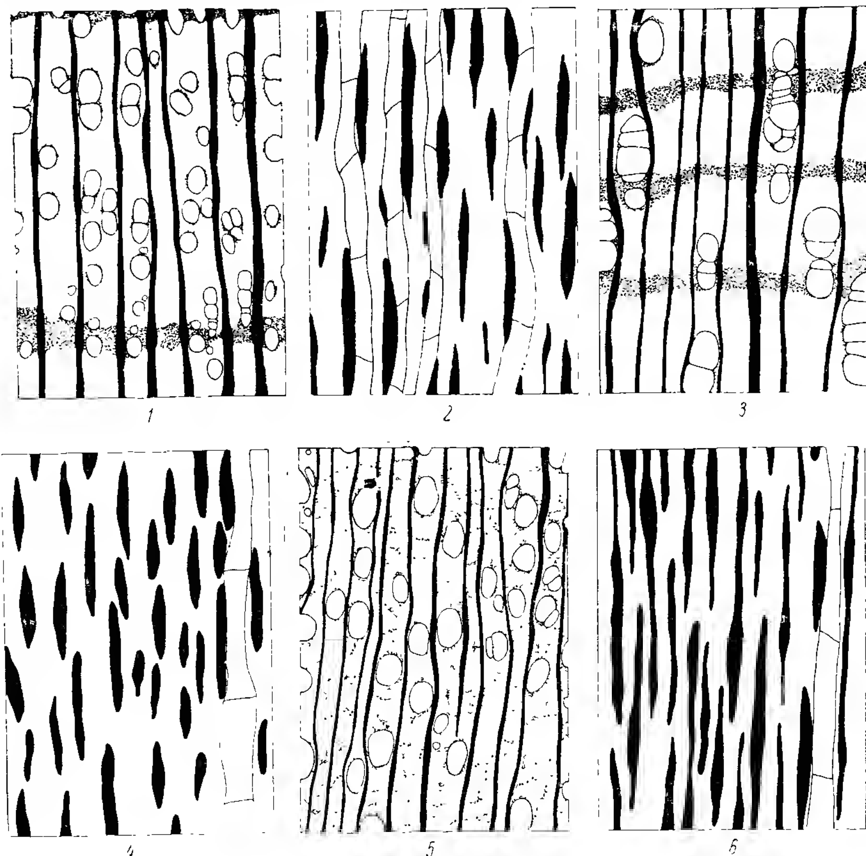
Pygeum africanum Hook. f. (*Rosaceae*). Тукур (Tukur) (табл. I, *5*, *6*).

Локальные названия: aquomá, tecurancet, tugoringetz (амхара); bouraio, homi, omi (галла): michiccio (сидамо).

Распространение: Амхара, Галла-Сидамо, Шоа, Харар. Вне Эфиопии встречается в Кении, Уганде, Танганьике, Федерации Родезии и Ньясаленда, Конго, Анголе и Мозамбике и в Южно-Африканской Республике.

Древесина состоит из сосудов, волокон либриформа, древесной и лучевой паренхимы. Сосуды тонкостенные, членики сосудов короткие, без клювов; перфорации простые, расположены на поперечных стенках; межсосудистая поровость очередная, поры мелкие, сближенные, округло-овальные в очертании, внутреннее отверстие овальное, доходящее до границы окаймления. Волокна либриформа толстостенные, с редкими округлыми или щелевидными порами. Древесина рассеяннососудистая, сосуды одиночные и в цепочках из 2—5 просветов, реже в группах по 3—4. Древесная

паренхима скудная, диффузная. Лучи одно-, пятирядные, резко гетерогенные. На поперечном срезе лучи у́же сосудов, на тангентальном срезе клетки лучей двух типов — мелкие, изодиаметрические, составляющие основную массу лучей и крупные, округлые или вытянутые, чаще расположенные по периферии луча; краевые клетки сильно вытянуты, встречаются лучи с однорядными окончаниями, составленными из высоких клеток. На радиальном срезе клетки лучей трех типов — низкие лежачие, квадратные (средние слои луча) и стоячие (краевые слои). Отдельные дву-, трехслойные лучи целиком составлены из квадратных и стоячих клеток.



Т а б л и ц а II.

Схемы строения древесин.

1 — *Albizzia schimperiana* Oliver, поперечный срез (увел. 25); *2* — то же, тангентальный срез (увел. 55). *3* — *Ekebergia rueppelliana* (Fres.) Rich., поперечный срез (увел. 25); *4* — то же, тангентальный срез (увел. 55); *5* — *Apodytes dimidiata* E. Mey., поперечный срез (увел. 25); *6* — то же, тангентальный срез (увел. 55).

Пигеум растет почти по всей тропической Африке. Древесина его красно-бурая, тонкотекстурная. Отличается высокой прочностью на истирание и является первоклассным материалом для паркета и половых досок.

Albizzia schimperiana Oliver (*Leguminosae*). Сисса (Sissa) (табл. II, *1*, *2*).

Л о к а л ь н ы е н а з в а н и я: imalá (амхара); mucarba, muquarba (галла).

Р а с п р о с т р а н е н и е: Амхара, Галла-Сидамо, Шоа. Вне Эфиопии не отмечена.

Древесина состоит из сосудов, волокон либриформа, тяжевой, камерной и лучевой паренхимы. Сосуды одного типа, тонкостенные; членики сосудов с небольшими клювами или без них; перфорации простые, расположенные на поперечных стенках. Межсосудистая поровость очередная; поры многочисленные, сближенные или сомкнутые, окаймления соответственно округлые или несколько шестиугольные; отверстия пор вытянутые, доходящие до окаймления. Основная масса древесины состоит из

толстостенных волокон либриформа с редкими щелевидными порами. Древесина рассеяннососудистая, просветы одиночные или чаще сдвоенные, реже в радиальных группах по 3—5. Наибольший диаметр сосудов отмечается в средней части годичного кольца; по направлениям к обеим границам годичного слоя сосуды уменьшаются в размерах. Переход от ранней древесины к поздней малозаметен. Граница годичного слоя всегда отчетлива благодаря сильному развитию древесной паренхимы в пограничном слое. Древесная паренхима вазицентричная, образующая более или менее значительные скопления с одной или обеих сторон сосуда, и терминальная, образующая широкие полосы; в ранней древесине паренхима сомкнутокрыловидная, образующая сплошной пояс, шириной в 3—6 слоев. Лучи одно-, шестирядные, чаще дву-, четырехрядные, гетерогенные. На поперечном срезе лучи всегда у́же диаметра сосудов, при встрече с сосудами узкие лучи всегда изгибаются. При пересечении скоплений паренхимы лучи расширяются. На тангентальном срезе лучи веретеновидны, составлены из неоднородных по величине и форме клеток — краевые клетки часто крупнее и более вытянуты; нередко такие клетки встречаются в средней части луча. На радиальном срезе лучи отчетливо гетерогенны, стоячие клетки обычно располагаются по краям или одному краю луча, довольно часто они составляют средние слои. В клетках лучей обычны кристаллы.

Древесина желтоватая, со светло-коричневым ядром, плотная, тяжелая, хорошо полирующаяся, с полосово-штриховой текстурой. Высокие технические и декоративные свойства древесины близких видов определяют ее широкое использование на мировом лесном рынке. Ценится как первоклассный материал для высококачественной мебели, орудий и инструментов, требующих высокой плотности древесины.

Ekebergia rueppelliana (Fres.) Rich. (*Meliaceae*). Сомбо (Sombo) (табл. II, *3*, *4*).

Л о к а л ь н ы е н а з в а н и я: loel, lole, lonel, tsellimo, zellimo (амхара); degue-deguena, gohd (тигринья); sombo (галла).

Р а с п р о с т р а н е н и е: Эритрея, Амхара, Галла-Сидамо, Шоа, Харар. Вне Эфиопии встречается в Сомалийской Республике, Судане, Кении, Уганде, Танганьике, Руанда-Урунди, Конго и Нигерии.

Древесина состоит из сосудов, волокон либриформа, древесной и лучевой паренхимы. Сосуды тонкостенные, членики сосудов короткие, бочковидные или несколько удлиненные, с клювами или без них. Перфорации простые, расположены на поперечных стенках. Межсосудистая поровость очередная, поры крупные, овальные или вытянутые, сближенные или сомкнутые; внутренние отверстия вытянутые, доходящие до границы окаймления. Сосуды одиночные или собраны в группы и цепочки, из 2—10 просветов, чаще в группах по 3—4, в цепочках из 3—5 просветов. Древесная паренхима обильная, преимущественно метатрахеальная, образующая более или менее широкие тангентальные полосы, скудно вазицентричная и диффузная. Основная масса паренхимы тяжевая, но обычна и камерная (главным образом в метатрахеальных полосах). Лучи многочисленные, одно-, четырехрядные, с отчетливой тенденцией к гетерогенности. На поперечном срезе лучи у́же сосудов; при встрече с сосудами всегда изгибаются, значительно расширяются при встрече с полосами паренхимы. На тангентальном срезе лучи веретеновидные, клетки лучей двух типов — более мелкие и более крупные, последние по краям луча часто вытянутые по оси ствола. На радиальном срезе основная масса луча состоит из лежачих клеток — очень низких и более высоких, краевые клетки часто квадратные или стоячие.

Древесина светло-бурая, умеренно тяжелая, груботекстурная.

Apodytes dimidiata E. Mey. ex Benth. (*Icacinaceae*). Шеллака (Chellaca) (табл. II, *5*, *6*).

Л о к а л ь н ы е н а з в а н и я: dannisá, uandebiu, wandebiu (галла); donchiccio (сидама); chellalaka, tcelalacá (амхара).

Р а с п р о с т р а н е н и е: Эритрея, Амхара, Галла-Сидамо, Шоа, Харар. Вне Эфиопии встречается в Кении, Танганьике, Занзибаре, Нигерии, Федерации Родезии и Ньясаленда, Мозамбике и Южно-Африканской Республике, Анголе, на Мадагаскаре, Маскаренских и Коморских островах.

Древесина состоит из сосудов, волокон либриформа, тяжевой и лучевой паренхимы. Сосуды одного типа, членики короткие с небольшими клювами; перфорации лестничные, расположены на косых поперечных стенках; перекладин 10—20. Межсосудистая поровость очередная, поры мелкие, окаймления округлые, внутренние отверстия точечные или овальные. Сосуды разбросаны в беспорядке, не образуя никакого рисунка, одиночные или сдвоенные, реже строенные. Очертания просветов угловато-округлые или угловато-овальные. Древесная паренхима обильная, диффузная и сетчатая. Лучи одно-, трехрядные, резко гетерогенные. На поперечном срезе однорядные лучи четковидные, двух-, трехрядные лучи имеют более удлиненные, правильно расположенные клетки. При встрече с сосудами лучи обычно изгибаются, но не всегда. На тангентальном срезе лучи двух типов: веретеновидные и линейные, последние обычно однорядные, палисадно-гомогенные. Веретеновидные лучи резко гетерогенные,

составлены из округлых клеток разных размеров и удлиненных клеток. Встречаются сдвоенные лучи, соединенные между собой длинными однорядными участками (до 20 клеток). На радиальном срезе лежачие клетки составляют несколько средних слоев луча, остальные слои образованы квадратными или чаще стоячими клетками. Однорядные лучи в большинстве случаев целиком составлены из стоячих клеток.

Древесина светло-желтого цвета, плотная, тяжелая, грубатекстурная. Используется для мебели.

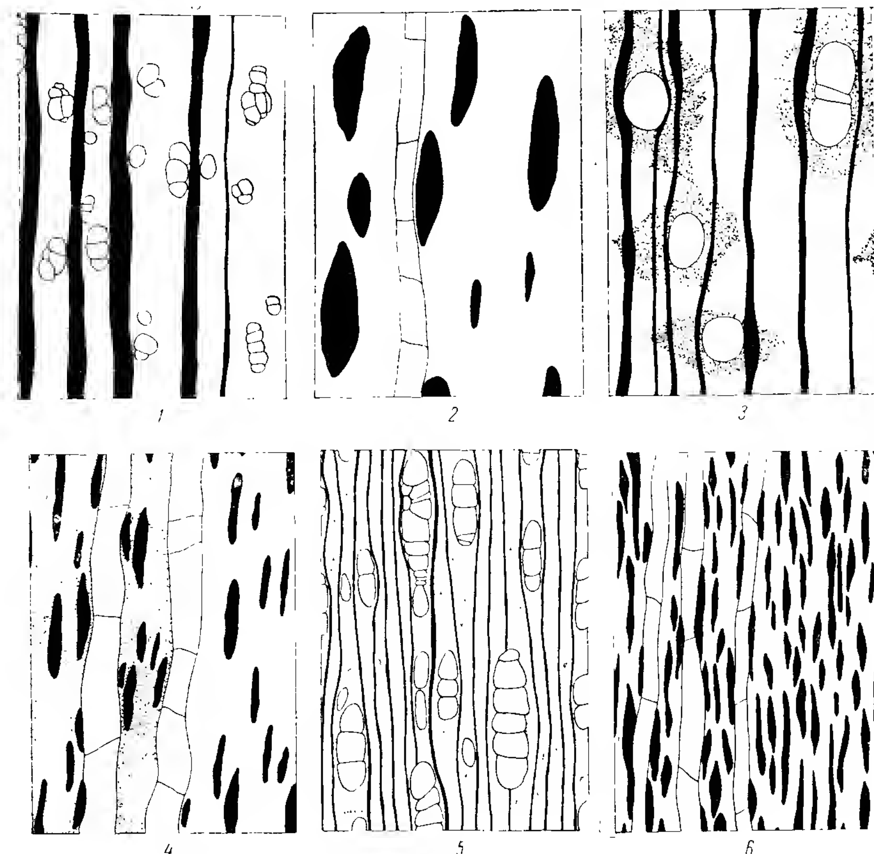


Таблица III.
Схемы строения древесин.

1 — *Syzygium guinense* (Willd.) DC., поперечный срез (увел. 25); *2* — то же, тангентальный срез (увел. 55); *3* — *Polyscias ferruginea* (Hiern.) Harms, поперечный срез (увел. 25); *4* — то же, тангентальный срез (увел. 55); *5* — *Aningeria altissima* (A. Cehv.) Aubrév. et Pellegrin, поперечный срез (увел. 25); *6* — то же, тангентальный срез (увел. 55).

Syzygium guinense (Willd.) DC. (*Myrtaceae*). Ода (oda), бадесса (badessa) (табл. III, *1*, *2*).

Локальные названия: dochemá (амхара); laham, lehamme (тигринья); rohaz, forazz (тигре); badessa, baddessa (галла); duanco, worarico (сидамо); oča (воламо); dair (сомали).

Распространение: Эритрея, Амхара, Галла-Сидамо, Шоа, Харар. Вне Эфиопии встречается в Республике Сомали и по всей тропической Африке, за исключением областей влажнотропических лесов.

Древесина состоит из сосудов, вазицентричных и волокнистых трахеид, тяжевой и лучевой паренхимы. Сосуды одного типа, тонкостенные, членики сосудов короткие, с небольшими или со значительными клювами. Перфорации простые, овальные, расположены на боковых или, реже, на сильно скошенных поперечных стенках. Межсосудистая поровость со всеми переходами от хорошо выраженной лестничной до очередной. Окаймления пор изменяются в зависимости от типа поровости и могут

быть сильно вытянутыми, овальновытянутыми или овальными. Внутренние отверстия от сильно вытянутых и до овальных. Основная масса древесины составлена волокнистыми трахеидами с довольно многочисленными, отчетливо окаймленными порами на тангентальных и радиальных стенках. Сосуды редкие, одиночные, или собраны в группы и цепочки по 2—8, чаще 3—4. Древесная паренхима немногочисленная, скудновазицентричная и диффузная, последняя обычно приурочена к лучам. Поры на стенках паренхимных клеток многочисленные, овальные или несколько вытянутые. Лучи от одно- до восьмирядных: трехрядные лучи, однако, редки и в основном лучи одно-, двурядные и широкие, чаще 6—8-рядные. На поперечном срезе лучи уже, равны или шире диаметра сосудов; при встрече с сосудами лучи несколько изгибаются или остаются прямолинейными. На тангентальном срезе лучи веретеновидные. Клетки лучей трех типов — мелкие округлые, крупные, более или менее округлые, составляющие основную массу луча и сильно вытянутые в высоту, расположенные по периферии луча или у окончаний. Однорядные лучи могут быть целиком составлены из сильновытянутых клеток, такие лучи одно- и двуслойные. На радиальном срезе внутренние слои лучей состоят из лежачих клеток, наружные слои (один или несколько) составлены из квадратных или стоячих. Поры между клетками лучей и сосудами многочисленные, овальные или вытянутые.

Небольшие деревья, общим обликом напоминающие европейскую яблоню, часто с неровным, желобчатым стволом. Древесина светлых оттенков, плотная, с хорошо заметными простым глазом сердцевинными лучами.

Polyscias ferruginea (Hiern.) Harms (*Araliaceae*). Карсиака (carciaca) (табл. III, *3*, *4*).

Локальные названия: gingiro-wombir (амхара); ankissa, antallò (галла); kervoni (сидамо).

Распространение: Шоа, Галла-Сидамо, северный Харар. Вне Эфиопии встречается в южном Судане, Уганде, Руанда-Урунди, Конго, Танганьике, Федерации Родезии и Ньясаленда, Камеруне, Нигерии, Того и Гвинее.

Древесина состоит из сосудов, волокон либриформа, перегородчатых волокон либриформа, тяжевой, камерной и лучевой паренхимы. Сосуды тонкостенные, одного типа; перфорации простые. Межсосудистая поровость очередная, поры сомкнутые, окаймления шестиугольные, внутренние отверстия овальные, не доходящие до границы окаймления. Волокна либриформа толстостенные. Перегородчатые волокна встречаются довольно часто. Древесина рассеяннососудистая, сосуды одиночные и в цепочках, по 2—3 просвета; очертания просветов округлые и овальные. Паренхима обильная, крыловидная, и сомкнутокрыловидная. Лучи одно-, пятирядные, гомогенные. На поперечном срезе лучи при встрече с сосудами изгибаются, при прохождении через полосы паренхимы расширяются. На тангентальном срезе лучи веретеновидные, клетки лучей одного типа. На радиальном срезе все клетки лучей одинаковы.

Древесина светло-желтая, тонкотекстурная, довольно мягкая.

Aningeria altissima (A. Chev.) Aubrév. et Pellegrin (=*Pouteria giordanii* Chiov.) (*Sapotaceae*). Караро (Cararo) (табл. III, *5*, *6*).

Локальные названия: curo (галла).

Распространение: Галла-Сидамо. Вне Эфиопии встречается в Судане, Танганьике, Габоне, Гане, на Береге Слоновой Кости и в Гвинее.

Древесина состоит из сосудов, волокон либриформа, тяжевой и лучевой паренхимы. Сосуды тонкостенные, перфорации простые, межсосудистая поровость очередная, окаймления пор овальные или вытянутые, поры сближенные, внутренние отверстия вытянутые, до значительно вытянутых, доходящие до границы окаймления. Древесина рассеяннососудистая, сосуды в цепочках из 2—8, из 20 просветов и одиночные; очертания одиночных просветов овальные. Либриформ толстостенный. Древесная паренхима довольно обильная, апотрахеальная: диффузная и метатрахеальная, образующая тангентальные одно-, двуслойные полосы. Лучи одно-, четырехрядные, гетерогенные. На поперечном срезе лучи при встрече с сосудами всегда изгибаются. На тангентальном срезе клетки двух типов — мелкие и более крупные, последние, если краевые, то вытянутые. На радиальном срезе клетки лучей коротколежачие, квадратные и стоячие; стоячие клетки обычно составляют краевые слои, но нередко образуют и средние. Поры между клетками лучей и сосудами многочисленные, крупные, более или менее вытянутые.

Древесина светло-красная, тонкотекстурная.

Этот вид, по-видимому, часто путают с *A. adolfi-friderici* (Engl.) Rob. et Gilb. (=*Pouteria ferruginea* et *P. rufinervis* Chiov.), местное название которого на диалекте галла как раз «карраро». Насколько эти два вида отличаются по древесине, нам судить трудно.

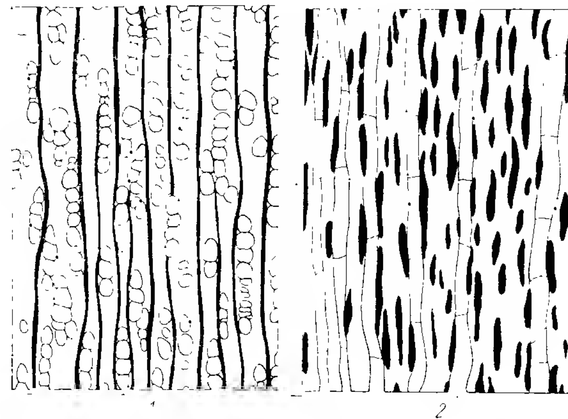
Olea hochstetteri Baker (*Oleaceae*). Сигеда (Sigheda) (табл. IV, *1*, *2*).

Локальные названия: af-scholler (тигринья).

Распространение: Амхара, Галла-Сидамо, Харар. Вне Эфиопии встречается в Судане, Кении, Уганде, Танганьике, Руанда-Урунди, Конго, Камеруне и Береге Слоновой Кости.

Древесина состоит из сосудов, волокон либриформа, тяжевой и лучевой паренхимы. Сосуды тонкостенные, перфорации простые, расположены на скошенных поперечных стенках; межсосудистая поровость очередная, поры многочисленные, сближенные, округлые в очертаниях, внутренние отверстия несколько вытянутые. Волокна либриформа толстостенные, сосуды одиночные или сдвоенные, чаще в цепочках из 3—12 просветов. Древесная паренхима скудная, диффузная и скудно вазицентричная. Лучи одно-, трехрядные, гетерогенные. На поперечном срезе лучи уже сосудов, при встрече с сосудами не всегда изгибаются. На тангентальном срезе клетки двух типов — мелкие округлые и более или менее вытянутые (краевые клетки). На радиальном срезе средние слои луча составлены из лежачих клеток, краевые слои из стоячих клеток; однорядные лучи целиком состоят из стоячих клеток.

Этот вид называют восточноафриканской оливкой или восточноафриканским железным деревом. Древесина высокодекоративная, светло-коричневого цвета, с коричневыми полосами, отличающаяся высокими механическими свойствами, широко экспортируется в Европу, Англию, отчасти США, где ценится как материал для высококачественной мебели, вагоно- и автостроения.



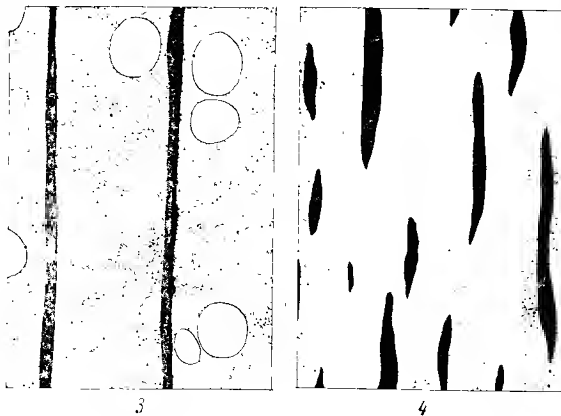


Таблица IV.

Схемы строения древесин.

1 — Olea hochstetteri Baker, поперечный срез (увел. 25); *2* — то же, тангентальный срез (увел. 55); *3 — Cordia abyssinica* R. Br., поперечный срез (увел. 25); *4* — то же, тангентальный срез (увел. 55).

Cordia abyssinica R. Br. (*Boraginaceae*). Ванза (Wanza) (табл. IV, *3*, *4*).

Локальные названия: wanza, wanzey (амхара); ouanza (тигринья).

Распространение: Тигре, Амхара и Шоа. Вне Эфиопии распространена в Судане.[1]

Древесина состоит из сосудов, волокон либроформа, древесной и лучевой паренхимы. Сосуды тонкостенные, перфорации простые, межсосудистая поровость очередная, поры сближенные, окаймления округлые или овальные, внутренние отверстия овальные, не доходящие до границы окаймления. Волокна либриформа с умеренно утолщенными стенками. Основная масса древесины составлена из тяжевой и веретеновидной паренхимы; тяжи из двух-четырех клеток. Волокна либриформа, собранные в виде островков и тангентальных полос, равномерно распределены в массе паренхимы.

[1] «Перечень» Куфондотиса до сих пор не закончен и сем. *Boraginaceae* не содержится в выпусках «Бюллетеня» Брюссельского ботанического сада, вышедших до середины 1961 г. Поэтому сведения о локальных названиях растения и его распространении заимствованы нами из «Флоры» Абиссинии Ришара.

Поры между сосудами и клетками паренхимы многочисленные, от овальных до сильно вытянутых. Сосуды одиночные или сдвоенные, лучи дву-, четырехрядные, изредка однорядные, при встрече с сосудами лучи не изгибаются (на поперечном срезе). На тангентальном срезе лучи веретеновидные; клетки лучей двух типов — редкие, преимущественно краевые, крупные и несколько вытянутые, основные клетки мелкие, изодиаметрические. На радиальном срезе лучи отчетливо гетерогенные, стоячие клетки чаще располагаются по краю луча, но нередко встречаются в его средней части.

Дерево средней величины, напоминающее европейскую грушу. Широко культивируется в городах, как дающее тень. Плоды съедобны и употребляются в пищу. Древесина красно-коричневого цвета, довольно легкая, на тангентальном срезе хорошо заметны лучи; отличается высокой биологической стойкостью.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВАЖНЕЙШИХ ДЕЛОВЫХ ДРЕВЕСИН ЭФИОПИИ ПО МИКРОСКОПИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ

А. Древесина без сосудов . . . . Хвойные.
Б. Древесина с сосудами . . . . Лиственные.

Хвойные

1. Поры на полях перекреста купрессоидные, в количестве одной-двух . . . . Тид — *Juniperus procera* Hochst.
— Поры на полях перекреста разные: купрессоидные, таксодиоидные, пицеоидные, в количестве трех-четырех . . . . Зигба — *Podocarpus gracilior* Pilger.

Лиственные

1. Перфорации лестничные . . . . . Шеллака — *Apodytes dimidiata* E. Mey.
— Перфорации простые . . . . 2.
2. Основная масса древесины составлена древесной паренхимой, волокна либриформа в виде островков и тангентальных полос . . . . Ванза — *Cordia abyssinica* R. Br.
— Основная масса древесины составлена волокнами либриформа или волокнистыми трахеидами . . . . 3.
3. Древесная паренхима скудная, диффузная или скудно-вазицентричная . . . . 4.
— Древесная паренхима обильная, метатрахеальная, вазицентричная, крыловидная, сомкнутокрыловидная или фикусного типа . . . . 6.
4. Межсосудистая поровость очередная, поры сближенные или сомкнутые, по форме округлые или шестиугольные . . . . 5.
— Межсосудистая поровость со всеми переходами от лестничной до супротивной и очередной, поры свободные, окаймления пор от вытянутых до овальных . . . . Ода — *Syzygium guinense* (Willd.) DC.
5. Лучи одно-, пятирядные, обычны лучи с однорядными окончаниями; лучи резко гетерогенные, некоторые целиком составлены только из квадратных или стоячих клеток . . . . Тукур — *Pygeum africanum* Hook. f.
— Лучи одно-, трехрядные, гетерогенные . . . . . Сигеда — *Olea hochstetteri* Baker.
6. Перегородчатый либриформ отсутствует . . . . 7.
— Перегородчатый либриформ обычен; лучи одно-, пятирядные, гомогенные . . . . Карспака — *Polyscias ferruginea* (Hiern.) Harms.
7. В древесине имеются сосудистые и вазицентричные трахеиды . . . . 8.
— Сосудистые, вазицентричные и волокнистые трахеиды отсутствуют . . . . . . 9.
8. Сосудистые трахеиды с хорошо выраженными спиралями; лучи одно-, пятирядные, гетерогенные; обычны лучи с однорядными окончаниями . . . . Амалака — *Celtis kraussiana* Bernh.
— Сосудистые (вазицентричные) трахеиды без спиралей, встречаются волокнистые трахеиды; лучи одно-, десятирядные, чаще однорядные и широкие, пяти-, восьмирядные . . . . Коссо — *Hagenia abyssinica* (Bruce) Gmelin.
9. Лучи одно-, шестирядные, чаще двух-, четырехрядные, в клетках лучей и древесной паренхимы встречаются кристаллы . . Сисса — *Albizzia schimperiana* Oliver.
— Лучи не шире четырехрядных . . . . 10.
10. Лучи отчетливо гетерогенные, сосуды одиночные и в цепочках из двух—двадцати просветов, чаще 2—8 . . . . Караро *Aningeria altissima* (A. Chev.) Aubrév. et Pellegrin.
— Лучи гомогенные, с тенденцией к гетерогенности, сосуды одиночные, в группах и цепочках по 2—10, чаще 3—5 просветов . . . . Сомбо — *Ekebergia rueppelliana* (Fres.) Rich.

ЛИТЕРАТУРА

Генин И. А. (1960). Эфиопия. Пояснительная записка к карте в масштабе 1 : 250 000 000. — География лесных ресурсов земного шара. (1960). Сборник. Приложение (статистические таблицы). — Обревилль А. (1960). Тропическая Африка. В сб. : География лесных ресурсов земного шара : 376—402. — Ольдерогге Д. А. (1936). Население и социальный строй. В сб.: Абиссиния (Эфиопия) : 85—196. — Яковлев М. С. и Д. М. Штейнберг. (1960). По Судану и Эфиопии. Вестн. АН СССР, 7:72—77. — Cufodontis G. (1953—1960). Enumeratio plantarum Aethiopiae Spermatophyta. Bull. Jardin bot. Bruxelles, 23 (4); 24 (2); 25 (2 et 3); 26 (3); 28 (1 et 3); 30 (4) : 1—708. — Giordano G. (1940). Il peso specifico commerciale dei legnami dell'A. O. I. Legno, 14—15 : 1—8. — Giordano G. (1943). Contributo sperimentale allo studio delle qualita tecnologiche e meccaicnhe dei legnami ethiopici. Nuovi Annali dell'Agric. e Foreste, 3—4 : 1—96. — Richard A. (1847—1851). Tentamen Florae Abyssinicae.

Ленинградская лесотехническая
академия им. С. М. Кирова.

A BRIEF ANATOMICAL DESCRIPTION AND THE KEY FOR THE IDENTIFICATION OF SOME MOST IMPORTANT COMMERCIAL WOODS OF ETHIOPIA

By L. A. Lebedenko

SUMMARY

The article comprises a description of the collection of woods brought by Professor M. S. Yakovlev from Ethiopia. This collection contains 13 most important tree species the wood of which is extensively used in the woodworking industry of that country. A key is given for the identification of these woods based on their microscopic characters.

An artificial key

A. Wood without vessels . . . . Softwoods.
B. Wood with vessels . . . . Hardwoods.

Softwoods

1. Pits on cross-fields cupressoid, 1—2 on the field . . . . Tid — *Juniperus procera* Hochst.
— Pits on cross-fields cupressoid, taxodioid and piceoid, 3—4 on the field . . . . Zigba — *Podocarpus gracilior* Pilger.

Hardwoods

1. Perforations scalariform . . . . Chellaka — *Apodytes dimidiata* E. Mey.
— Perforations simple . . . . 2.
2. The main mass of wood is formed by wood-parenchyma, the libriform wood fibers in islets and tangential bands . . . . Wanza — *Cordia abyssinica* R. Br.
— The main mass of wood is formed by libiriform wood fibers or fiber tracheids 3
3. Wood-parenchyma scarce, diffuse or scarce the form of vasicentric . . . . . 4.
— Wood-parenchyma abundant, metatracheal, vasicentric, aliform, confluent-aliform or Ficus-type . . . . 6.
4. Intervascular pitting alternate, pits approximate or connected, circular or hexagonal . . . . 5.
— Intervascular pitting scalariform, opposite or alternate, pits free, borders elongate or oval . . . . Oda — *Syzygium guinense* (Willd.) DC.
5. Rays 1—5 seriate, rays with uniseriate ends common; rays strictly heterogenous, some are composed of square or erect cells . . . . Tukur — *Pygeum africanum* Hook. f.

— Rays 1—3 seriate, heterogeneous. . . . . Sigheda — *Olea hochstetteri* Baker.
6. Septate wood fibers absent . . . . 7.
— Septate wood fibers common; rays 1—5 seriate, homogeneous . . . . Carciaca — *Polyscias ferruginea* (Hiern.) Harms.
7. Wood with vascular and vasicentric tracheids . . . . 8.
— Vascular, vasicentric and fiber tracheids absent . . . . 9.
8. Vascular tracheids with spirals, rays 1—5 seriate, heterogeneous, rays with uniseriate ends common . . . . Amalaka — *Celtis kraussiana* Bernh.
— Vascular (vasicentric) tracheids without spirals, rays 1—10 seriate, frequently uniseriate and wide, 5—8 seriate, fiber tracheids common . . . . Cosso — *Hagenia abyssinica* (Bruce) Gmelin.
9. Rays 1—6 seriate, frequently 2—4 seriate, crystals common in cells of wood-parenchyma and rays . . . . Sissa — *Albizzia schimperiana* Oliver.
— Rays 1—4 seriate . . . . 10.
10. Rays heterogeneous, vessels solitary or in chains of 2—20 pores, frequently 2—8 . . . . Cararo — *Aningeria altissima* (A. Chev.) Aubrév. et Pellegrin.
— Rays homogeneous, slightly heterogeneous, vessels solitary, in clusters or in chains of 2—10 pores, frequently 3—5 pores . . . . Sombo — *Ekebergia rueppelliana* (Fres.) Rich.

ТОМ 47 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1962, № 1

В ПОМОЩЬ НАРОДНОМУ ХОЗЯЙСТВУ СССР

Ф. Б. Прижуков

ОПЫТ ОЦЕНКИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПОЙМЫ Р. ЛУГИ ПО ЭКОЛОГИЧЕСКИМ ТАБЛИЦАМ Л. Г. РАМЕНСКОГО

(Получено 24 V 1961)

Работа Л. Г. Раменского и его сотрудников (1956) «Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову», которая призвана служить для луговедов и луговодов руководством к определению условий произрастания по растительному покрову, к сожалению, мало обсуждается в печати. Поэтому практическая значимость этого труда, возможность применения построенных на его основе таблиц для разных зон страны многим кажется неясной, либо спорной.

Из немногих откликов на эту работу можно указать на статью В. А. Сорокиной (1953), опубликованную еще до выхода в свет таблиц. Она рассматривает применение трех шкал в условиях Кавказа — шкалы высотности, увлажнения и пастбищной дигрессии. А. А. Ниценко (1957) в своей рецензии высказывает ряд априорных возражений против широкого применения таблиц. В то же время в «Методике паспортизации природных кормовых угодий», изданной Министерством сельского хозяйства СССР (Цаценкин, Антипин, Чижиков и др., 1959), указывается, что описание растительности должно проводиться с помощью экологических шкал Раменского и что по каждому описанию следует давать ступени шкал.

При обследовании заливных лугов в верхнем течении р. Луги (в пределах Лужского района Ленинградской обл.) мы применяли шкалу проективного обилия Раменского наряду с определением весового участия растений в травостое. В дальнейшем списки ассоциаций были проработаны по экологическим таблицам. Исследование проводилось под руководством И. В. Ларина в 1960 г.

В связи с тем, что нами осуществлялись наблюдения за поемностью и уровнем грунтовых вод в меженный период, а также отбирались и анализировались образцы почв и т. д., появилась возможность сопоставить полученные ступени экологических рядов с некоторыми объективными данными исследований. Эти данные не претендуют на полноту, поскольку основная цель работы была иной, и приводятся здесь в краткой форме.

Все луга по шкале у в л а ж н е н и я оказались отнесенными к 62—102 ступеням; иначе говоря, здесь представлены все типы лугов от свежелугового до болотного увлажнения. Причем у нас не создалось впечатления о громоздкости шкалы (на что указывается иногда в литературе) и наличии излишних ступеней. Наоборот, переход к каждой новой ступени увязывался с изменением внешнего облика луга.

Интересной оказалась зависимость между уровнем грунтовых вод и ступенями шкалы. В группу болотного увлажнения (94—102 ступени) оказались включенными ассоциации хвоща топяного (*Equisetum heleocharis* Ehrh.), вахты трилистной (*Menyanthes trifoliata* L.), осоки стройной (*Carex gracilis* Curt.) и осоки бутыльчатой (*C. rostrata* Stokes). Три первых ассоциации были отнесены к 100—102 ступеням, почвенно-грунтовые воды здесь обычно все лето находились выше уровня почвы. На территории, занятой бутыльчатоосоковыми ассоциациями, отнесенными к 96—98 ступеням, воды находились на глубине 2—10 см.

При внедрении в бутыльчатоосочник примеси из осоки пузырчатой (*C. vesicaria* L.), обилие которой достигало *n* (по Раменскому — numerosae, обильная примесь), эта ассоциация переходила в 93-ю ступень, в категорию болотно-лугового увлажнения, что связано с понижением уровня грунтовых вод до 25—35 см.

Ассоциация осока пузырчатая + калужница (*Caltha palustris* L.) была отнесена к 89—91 ступеням, грунтовые воды под такими ассоциациями оказались на глубине 40—65 см.

Следующая группа — сыролугового увлажнения — также оказалась закономерно связанной с уровнем почвенно-грунтовых вод; 82—87 ступеням, относящимся к этой группе, везде соответствовала глубина вод 80—95 см. На таких лугах господствуют лютики (*Ranunculus acer* L., *R. repens* L.), появляются злаки, обильна калужница (до *C* — copiosae). Но притеррасье с ее 82-й ступенью увлажнения, где распространена ассоциация Carex caespitosa + Filipendula ulmaria, соответствует несколько меньшей глубине грунтовых вод (60—70 см).

Высшие ступени влажнолугового увлажнения (72—76) на лужской пойме представлены ассоциацией Deschampsia caespitosa + Filipendula ulmaria. Здесь, в зависимости от степени дренированности, уровень грунтовых вод варьировал довольно широко — от 80 до 150 см, хотя в большинстве случаев был глубже 1 м. Зато участки со средними ступенями этого увлажнения — с 67 по 72, — занятые злаково-разнотравными лугами с *Centaurea jacea* L. (обилие *n—c*), соответствовали, как правило, глубине грунтовых вод 1.5 м, причем колебания в их уровне не превышали 20—30 см. Низшие ступени влажнолугового увлажнения (64—66) характеризуются значительным участием в травостое злаков, а из разнотравья — подмаренников мягкого и северного (*Galium mollugo* L., *G. boreale* L.). Характерно небольшое участие *Avenastrum pubescens* (Huds.) Jessen. Под такими ассоциациями грунтовые воды располагаются на глубине 180—230 см.

И, наконец, самыми сухими лугами обследованной части Лужской поймы оказались полевохвощатники (*Equisetum arvense* L.) затухающих прирусловий. Грунтовые воды здесь опускаются в межень на глубину около 3 м и соответствуют они 62—63 ступеням сухолугового (свежелугового) увлажнения.

На всех уровнях в разных зонах поймы отмечено тонкое соответствие шкалы увлажнения с появлением и изменением обилия определенных видов, связь с меженным уровнем почвенно-грунтовых вод. Хотя авторы этой шкалы и не стремились увязать ее ступени с уровнем грунтовых вод, в условиях определенного типа лугов это, вероятно, делать можно.

Увязать шкалу увлажнения с поемностью не удалось, так как большой отпечаток на формирование лугов накладывают явления застоя воды в депрессиях.

Шкала «а к т и в н о г о б о г а т с т в а п о ч в» позволяет дать весьма наглядную оценку эффективного почвенного богатства по растительному покрову. Имея дело с этой шкалой, лучше говорить не о богатстве, а об «уровне обеспечения растений питательными веществами» (Работнов, 1958), иначе говоря — о наличии доступных элементов пищи.

Действительно, пышные пырейники и костровники прирусловых валов (в условиях деятельного аллювия) указывают на богатые почвы 14—14.5 ступеней. Вряд ли эти слоистые супеси можно назвать «богатыми», но они содержат в верхних горизонтах на 100 г почвы свыше 15 мг K_2O и 15—20 мг P_2O_5 в легкодоступном состоянии, а pH здесь близок к 7 и очень высока степень насыщенности основаниями (94—98%).

В то же время глубоко прогумусированные, хорошо оструктуренные, внешне прекрасные (но всегда глееватые) зернистые суглинки центральной поймы приходится по травостою относить к 10—13 ступеням, т. е. только к «довольно богатым» почвам. На них развивается зачастую чахлое мелкотравье. Анализы подтвердили, что эти потенциально богатые почвы, хотя и имеют такую же, как и слоистые, величину pH и вдвое-втрое больший процент гумуса, но они бедны доступными калием и фосфором, причем содержание P_2O_5 не превышает 3—5 мг на 100 г почвы, а K_2O сплошь и рядом вообще отсутствует (P_2O_5 по Кирсанову; K_2O по Пейве).

Интересно, что дерново-глеевые почвы понижений под осоковыми ассоциациями оказались на одной ступени богатства с зернистыми. Это объясняется тем, что, помимо тесной генетической связи, количество доступных элементов пищи у них одно и то же, хотя pH дерново-глееевых почв несколько ниже (до 5.8).

Экологический ряд «переменности увлажнения» еще требует доработки, о чем пишут сами его авторы. В наших условиях, например, к одной и той же 9-й ступени (умеренно-переменное увлажнение), оказались отнесенными и мягкоподмаренники, где в течение лета уровень почвенно-грунтовых вод колеблется от 0 до 230 см, и полевохвощатники прирусловий с колебаниями уровня вод от 20 до 350 см, и бутыльчатоосочники, где грунтовые воды не опускаются глубже 40 см и увлажнение все время обеспеченное. Этот ряд оказался неприменимым к нашим условиям.

Шкала пастбищной дигрессии в условиях поймы не оказалась столь чувствительной, как шкала увлажнения или активного богатства почв. Так, например, травостой (описание № 38), содержавший черноголовку обыкновенную (*Brunella vulgaris* L.), подорожник ланцетолистный (*Plantago lanceolata* L.), манжетку (*Alchemilla vulgaris* L.), тысячелистник (*Achillea millefolium* L.), одуванчик (*Taraxacum officinale* Wigg.), клевер белый (*Trifolium repens* L.), овсяницу красную (*Festuca rubra* L.) мятлик луговой (*Poa pratensis* L.) и полевицу обыкновенную (*Agrostis vulgaris* With.) (причем все упомянутые виды составляли 31% по весу от массы всего травостоя и имели обилие *n—p* [*p* — pauces, мало]), пришлось отнести, как и другие луга, к 3-й ступени — к сенокосной стадии. Этому травостою «помешало» перейти в полупастбищную стадию присутствие василька лугового (*Centaurea jacea* L.), погремка большого (*Rhinanthus major* Ehrh.) и некоторых других видов. В то же время, эти луга имеют ярко выраженный «полупастбищный» характер, так как почти ежегодно после снятия укоса, а зачастую и весной на них производится интенсивный выпас. Быть может, выпас после укоса не приводит к исчезновению многих растений, по которым судят о выраженности пастбищной дигрессии?

На заливных лугах в верхнем течении р. Луги накапливается мало наносов, и потому по шкале аллювиальности списки растений не прорабатывались.

В итоге, не умаляя необходимости создания «местных шкал», о чем часто упоминается в литературе, хочется подчеркнуть, что шкалы увлажнения и активного богатства почв оказались вполне применимыми к специфическим условиям поймы малой северной реки. Это безусловно говорит в пользу универсальности этих двух шкал.

ЛИТЕРАТУРА

Нищенко А. А. (1957). Рецензия на кн.: Раменский и др. «Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову». Бот. журн., 7. — Работнов Т. А. (1958). К методике составления экологических шкал. Бот. журн., 4. — Раменский Л. Г., И. А. Цаценкин, О. Н. Чижиков, Н. А. Антипин. (1956). Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. — Сорокина В. А. (1953). Опыт применения методов Л. Г. Раменского. Бот. журн., 5. — Цаценкин И. А., Н. А. Антипин, О. Н. Чижиков и др. (1959). Методика паспортизации природных кормовых угодий.

Ленинградский
сельскохозяйственный институт,
г. Пушкин.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Ю. С. Насыров, Ю. Е. Гиллер, М. А. Логинов и В. Н. Лебедев

ПРИМЕНЕНИЕ C^{14} ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА РАСТЕНИЙ ФИТОЦЕНОЗОВ

С 2 рисунками

Одной из важнейших задач биогеоценологии, как указывает В. Н. Сукачев (1957), является эколого-физиологическое изучение роли отдельных компонентов фитоценоза в накоплении энергии и веществ растительным сообществом. В этом процессе, как известно, ведущее место принадлежит фотосинтезу. Поэтому для решения указанной задачи большое значение имеет количественное определение соотношения общей продуктивности фотосинтеза растений фитоценоза и ассимиляционной работы слагающих его видов. Однако необходимый для этого метод, позволяющий установить фотосинтетический баланс растений в растительных сообществах, до сих пор отсутствует.

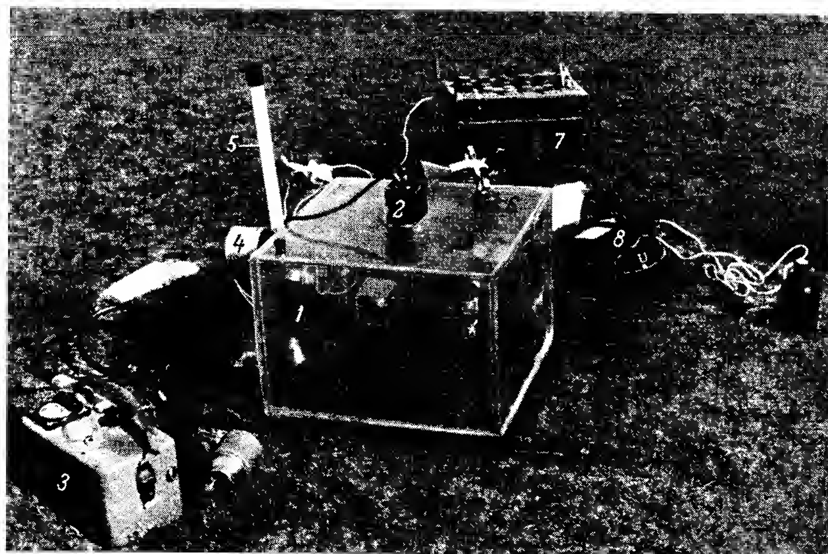


Рис. 1. Общий вид установки.

1 — ассимиляционная камера; *2* — счетчик β-частиц; *3* — радиометр; *4* — электромотор; *5* — термометр; *6* — пипетка для введения кислоты; *7* — аккумулятор; *8* — люксметр.

Наряду со сказанным, в целях выяснения видовых особенностей растений различных типов растительности, не менее важно исследование их потенциальной ассимиляционной способности. Применяя C^{14}, О. В. Заленский, О. А. Семихатова и В. Л. Вознесенский (1955) разработали метод изучения потенциальной интенсивности фотосинтеза растений в естественных условиях.

В принципе используя радиометрический метод вышеуказанных авторов, мы попытались определить в естественных условиях потенциальную продуктивность фотосинтеза растений травянистого фитоценоза с одновременной количественной оценкой ассимиляционной способности и удельного веса отдельных видов как эдификаторов, так и сопутствующих в накоплении веществ растительным сообществом. Для этой цели была сконструирована установка, состоящая из ассимиляционной камеры, радиометрического прибора и электродвигателя для системы перемешивания газовой смеси в камере (рис. 1).

Ассимиляционная камера представляет собой прямоугольную коробку из органического стекла размером 333×333×260 мм. Объем камеры составляет 26 л, а исследуемая площадь растительного покрова 0.1 м². Нижней открытой частью камера опирается на сварную железную раму, с которой соединена при помощи замазки (смесь парафина и замазки Менделеева).

Перемешивание газа в камере осуществляется тремя алюминиевыми 4-лопастными вентиляторами, укрепленными внутри нее. Посредством ременной передачи они соединены друг с другом; ось одного из вентиляторов выведена через герметический сальник наружу и соединена резиновой муфтой с валом электромотора, имеющего свою не соединенную с камерой подставку. Таким образом, один мотор приводит в движение все три вентилятора и не создает вибраций камеры и электрических помех для счетчика. Питание мотора осуществляется от автомобильного аккумулятора.

В «потолке» камеры имеются три отверстия: для торцового счетчика В-частиц, пипетки для введения кислоты (под этим отверстием крепится стаканчик для раствора смеси Na_2CO_3 и $Na_2C^{14}O_3$) и термометра. Торцовый счетчик помещен в герметичную светонепроницаемую коробочку и посредством экранированного кабеля соединен с выносным блоком радиометрического прибора (интенсиметр меченых атомов ИМА).

Описанный прибор легко собирается и разбирается, не тяжел и вполне транспортабелен, так как все бьющиеся детали легко отделяются и могут быть упакованы отдельно.

Методика работы

Первым этапом работы является проверка ассимиляционной камеры на герметичность и количественное определение поглощения углекислого газа почвой.

Для этого ассимиляционная камера устанавливается на участок площадью 0.1 м², с которого предварительно тщательно удалена вся надземная часть растений (без нарушения структуры почвы). Рама камеры вдавливается в почву и плотно «окучивается» снаружи для создания герметичности. К камере присоединяется радиометр и мотор, измеряется фон.

В камере создается концентрация углекислого газа 1% по объему[1] с удельной активностью газовой смеси 2 μc/л воздуха (соответственно удельная активность CO_2 составляет 0.2 mc/л). Указанная активность газа вполне достаточна для постановки этих опытов. Затем включается система перемешивания газа и измеряется активность; перемешивание продолжается до тех пор, пока показания радиометра не перестанут меняться. Если показания прибора имеют тенденцию к уменьшению, то это означает, что камера не герметична или имеет место поглощение CO_2 почвой. Повторяя этот опыт на участке, залитом парафином, можно проверить, какому из указанных выше явлений можно приписать падение активности. Следует отметить, что при работе с прибором мы не наблюдали утечки газа из-за негерметичности установки, тогда как поглощение CO_2 почвой было отмечено и учтено при расчетах.

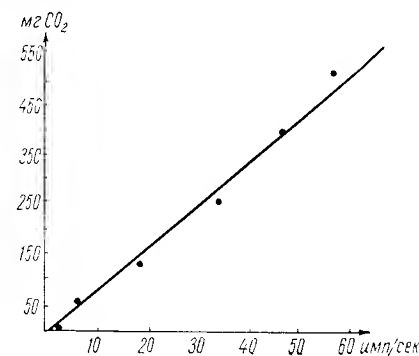


Рис. 2. Градуировочная кривая, выражающая зависимость между содержанием CO_2 в ассимиляционной камере и активностью газа в имп./сек.

Далее, для установления соответствия между количеством CO_2 в камере и показаниями радиометра проводилась градуировка камеры по О. В. Заленскому, О. А. Семихатовой и В. Л. Вознесенскому (1955). Создавая в камере различную концентрацию CO_2 (0.1%; 0.25%; 0.5%; 0.75% и 1%) при его постоянной удельной активности (0.2 mc/л), мы снимали показания радиометра для каждой концентрации. Как и сле-

[1] Взятая нами концентрация CO_2, по данным М. М. Пономаревой (1960), является насыщающей для фотосинтеза большинства видов растений.

Дневная динамика продуктивности фотосинтеза осоково-мятликово-типчаковой степи
(площадь 0.1 м², 25 мая 1960 г., Туркестанский хребет, высота 2450 м над ур. м.)

	Сухой вес ассимилирующей массы (в г)	9 ч.			11 ч. 30 м.			13 ч. 30 м.			18 ч. 30 м.		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Festuca sulcata	2.07	140	290	58	188	389	63	164	339	58	142	294	62
Poa bulbosa	0.405	179	72	14	149	60	10	204	83	14	161	65	13
Carex pachystylis	0.414	174	72	14	216	89	14	171	71	12	133	55	11
Artemisia glaucina	0.10	168	17	3	200	20	3	78	8	1	116	12	2
Astragalus tibetanus	0.09	184	16	3	170	15	2	195	17	3	123	11	2
Elytrigia trichophora	0.09	193	17	3	298	27	4	282	25	4	229	21	4
Taraxacum monochlamideum	0.10	88.3	9	2	88	9	1	303	30	5	136	14	3
Tulipa turkestanica	0.09	118	11	2	118	11	2	221	20	3	153	14	3
Суммарная потенциальная продуктивность фотосинтеза ассоциации (в мг CO_2/час/0.1 м²)		—	504	100	—	620	100	—	593	100	—	486	100
Потенциальная продуктивность фотосинтеза фитоценоза (в мг CO_2/час/0.1 м²), определенная установкой			462	91.6	—	681	109	—	528	89	—	456	93
Процент ошибки			—	8.4	—	—	9.0	—	—	11	—	—	7.0

Примечание. 1 — потенциальная интенсивность фотосинтеза (в мг CO_2/г час); 2 — потенциальная продуктивность фотосинтеза растений (в мг CO_2/час); 3 — роль отдельных видов в общей продуктивности ценоза (в %).

довало ожидать, активность, зарегистрированная счетчиком, находилась в линейной зависимости от содержания CO_2 в атмосфере камеры. По результатам градуировки был построен график (рис. 2), на котором для удобства пользования им количество CO_2 в камере в мг было выражено как функция активности газа в имп./сек. Градуировка повторялась всякий раз после замены счетчика или перехода в другую вертикальную географическую зону, так как интенсивность космического излучения повышается по мере увеличения высоты над уровнем моря.

Ассимиляционная камера устанавливается на исследуемом участке. После измерения фона камера покрывается светонепроницаемым чехлом и в ней создается газовая смесь с указанной выше активностью и концентрацией CO_2. Смесь тщательно перемешивается и измеряется ее радиоактивность. Затем чехол снимается (система перемешивания не выключается). После десятиминутной экспозиции камера вновь затемняется и измеряется радиоактивность газа. По показаниям прибора до и после экспозиции, пользуясь градуировочным графиком, можно определить сколько мг CO_2 поглощено данным фитоценозом.

После опыта воздух из затемненной камеры при помощи насоса Камовского прокачивался через поглотитель. Затем, с целью определения интенсивности фотосинтеза отдельных видов растений и их удельного веса в общей продуктивности, камера снималась и растения фиксировались в кипящем спирте. Собранный материал просчитывался в лаборатории, интенсивность фотосинтеза растений выражалась в мг CO_2 (по Заленскому, Семихатовой и Вознесенскому, 1955).

Совершенно очевидно, что необходимым условием применимости описываемого метода является сходимость результатов измерения продуктивности фотосинтеза растений фитоценоза по падению активности атмосферы в камере, — с одной стороны, и по суммарной активности всех компонентов данного фитоценоза — с другой. Как показывают приведенные ниже результаты опытов (таблица), данные, полученные тем и другим способом, совпадают в пределах допустимых погрешностей.

Из приводимой таблицы видно, что ошибка метода не выходит за пределы 5—10% для приведенных опытов, средние ошибки всех других определений не превышают 15%.

Описанный метод можно применять для изучения в полевых условиях потенциальной продуктивности фотосинтеза растений фитоценозов. Этот метод позволяет количественно учесть роль отдельных видов в накоплении веществ растительным сообществом.

Литература

Заленский О. В., О. А. Семихатова и В. Л. Вознесенский. (1955). Методы применения радиоактивного углерода C[14] для изучения фотосинтеза. — Пономарева М. М. (1960). Влияние концентрации углекислоты на интенсивность фотосинтеза. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. IV, эксперим. бот., 14. — Сукачев В. Н. (1957). Общие принципы и программа изучения типов леса. В сб.: Методические указания к изучению типов леса.

Лаборатория физиологии
и биофизики растений
Академии наук Таджикской ССР,
г. Душанбе.

(Получено 8 V 1961).

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Г. Г. Шухтина

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТИ КЛЕТОК НЕКОТОРЫХ ХИБИНСКИХ РАСТЕНИЙ

С 6 рисунками

Наблюдение за сезонными изменениями устойчивости клеток злаков *Dactylis glomerata* L., *Elymus arenarius* L. и *E. angustus* Trin., произрастающих на территории Ботанического сада АН СССР в Ленинграде, показало, что повышение холодоустойчивости, развивающееся осенью с появлением первых заморозков, сопровождается повышением устойчивости клеток к действию высокой температуры, высокого гидростатического давления и спирта (Александров, Лютова и Фельдман, 1959).

Представлялось интересным проследить ход изменения теплоустойчивости растений одного и того же вида, живущих в различных климатических условиях, а также выяснить, присуще ли описанное для злаков неспецифическое повышение устойчивости клеток к зиме представителям других семейств.

С этой целью нами были изучены в Полярно-Альпийском ботаническом саду Академии наук СССР, находящемся в центральной части Кольского полуострова, сезонные изменения теплоустойчивости *Dactylis glomerata* и полученные данные сравнены с результатами наблюдений над ленинградскими растениями этого вида. Кроме того, исследованы были сезонные изменения у двух видов осок — *Carex rostrata* Stokes и *C. rotundata* Wahlb.

Как и в работах В. Я. Александрова с сотрудниками, у названных растений изучалась теплоустойчивость клеток эпидермиса влагалищных частей листа. Листовые влагалища разрезались на равные по величине кусочки, которые инфильтрировались водопроводной водой в шприце по методу В. Я. Александрова (1954).

Инфильтрированные кусочки помещались в водяной термостат с заданной температурой сроком на 5 минут. После нагрева кусочки переносились в воду комнатной температуры и микроскопировались с помощью водяной иммерсии (апохромат×70, апертура 1.23) в течение 10 минут. Устойчивость клеток характеризовалась максимальной температурой, после 5-минутного воздействия которой можно было еще наблюдать поступательное движение сферосом, хотя бы в одной клетке. Кроме того, нами были получены кривые теплоустойчивости, показывающие зависимость между температурой нагрева и сроком сохранения движения протоплазмы.

Dactylis glomerata встречается на территории Полярно-Альпийского ботанического сада как заносное растение с 30-х годов нашего столетия. Рыхлые дерновинки ее наиболее многочисленны в разнотравье ольшанника. Они никогда не достигают той плотности и мощности, которая характерна для дерновин ежи сборной открытого грунта Ботанического сада в Ленинграде. Под снег уходят зелеными отдельные более мощные побеги, слабые погибают осенью в период ночных заморозков. В течение зимы под снегом постепенно отмирают все листовые пластинки; живой остается часть побега, сложенная листовыми влагалищами и нераспустившимися молодыми листьями. В клетках эпидермиса на протяжении всей зимы сразу после внесения листовых влагалищ в лабораторию хорошо видно струйчатое движение протоплазмы.

Данные по сезонным изменениям теплоустойчивости, определенной по 5-минутному нагреву, приведены на рис. 1.

Наблюдения 1956—1960 гг. показали, что устойчивость клеток хибинской ежи к повреждающему действию нагрева изменяется сходно с ленинградской. Минимальные значения теплоустойчивости наблюдаются летом, максимальные — в осенне-зимний период. Однако сопоставление наших данных с данными В. Я. Александрова и сотрудников выявило ряд особенностей в поведении ежи в Хибинах по сравнению с ленинградской. Так, летом теплоустойчивость ленинградской ежи колеблется около 44.3° устойчивость же хибинской ежи к нагреву в среднем значительно выше и приближается к 45.4°. Кроме того, хибинская ежа обнаруживает очень большие колебания тепло-

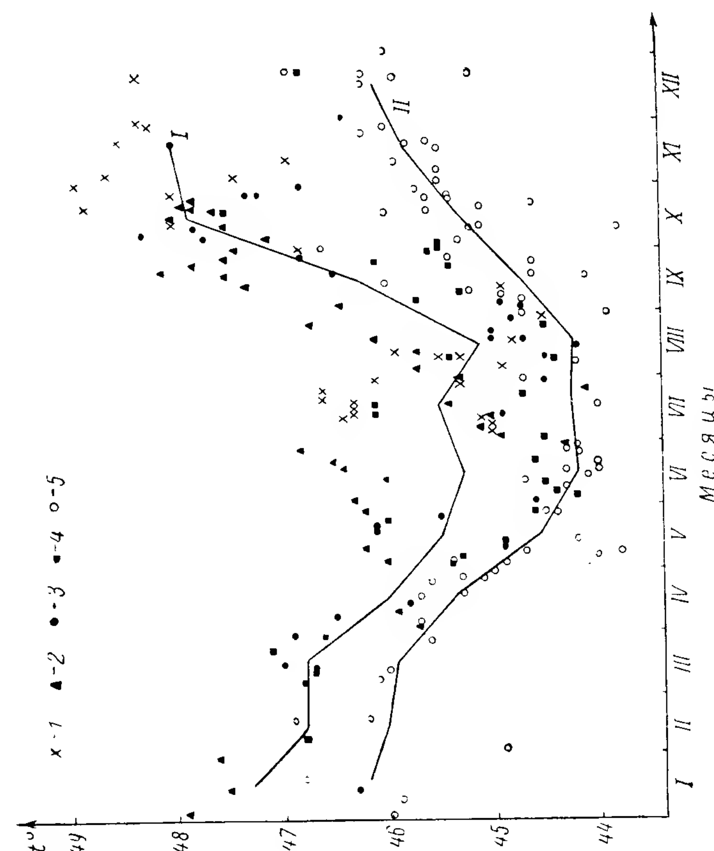


Рис. 1. Сезонные изменения теплоустойчивости клеток *Dactylis glomerata* в период 1956—1960 гг.

Абсцисса — время года; *ордината* — теплоустойчивость клеток, определенная по подавлению движения протоплазмы при 5-минутном нагреве. *Каждая точка* — среднее из 3 опытов. Хибинские растения: *1* — 1957 г.; *2* — 1958 г.; *3* — 1959 г.; *4* — 1960 г.; ленинградские растения: *5* — 1956—1960 гг. *I* — суммарная кривая сезонных изменений теплоустойчивости клеток хибинской ежи; *II* — то же — ленинградской ежи.

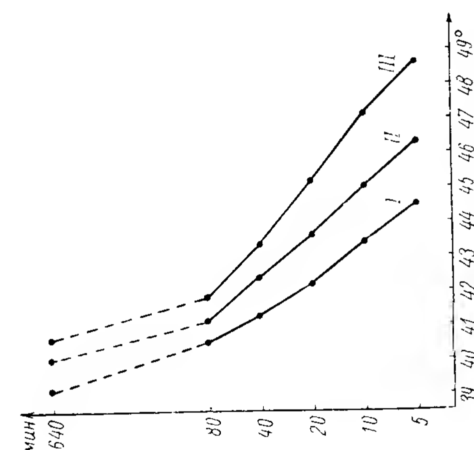


Рис. 2. Кривые теплоустойчивости клеток *Dactylis glomerata*.

Абсцисса — температура; *ордината* — срок сохранения движения протоплазмы в минутах (шкала логарифмическая). *I* — август 1956 г.; *II* — июль 1957 г.; *III* — октябрь 1957 г.

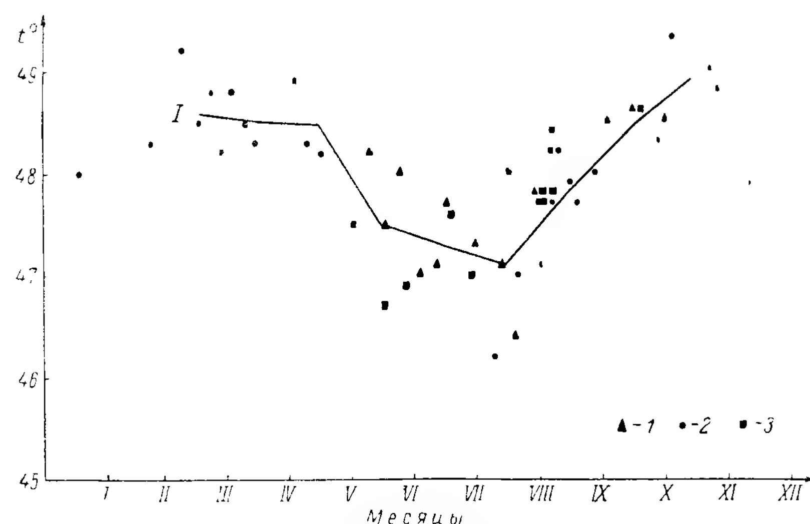


Рис. 3. Сезонные изменения теплоустойчивости клеток *Carex rostrata* в период 1958—1960 гг.

Абсцисса — время года; *ордината* — теплоустойчивость клеток, определенная по подавлению движения протоплазмы при 5-минутном нагреве. 1 — 1958 г.; 2 — 1959 г.; 3 — 1960 г. I — суммарная кривая сезонных изменений теплоустойчивости клеток.

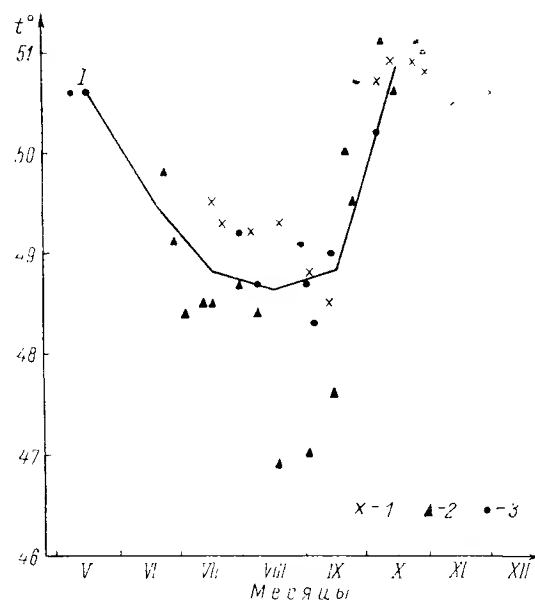


Рис. 4. Сезонные изменения теплоустойчивости клеток *Carex rotundata* в период 1957—1959 гг.

Абсцисса — время года; *ордината* — теплоустойчивость клеток, определенная по подавлению движения протоплазмы при 5-минутном нагреве. 1 — 1957 г.; 2 — 1958 г.; 3 — 1959 г. I — суммарная кривая сезонных изменений теплоустойчивости клеток.

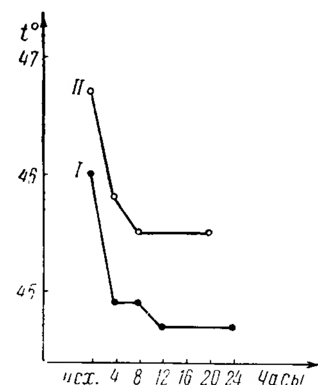


Рис. 5. Изменение теплоустойчивости клеток *Dactylis glomerata* (I) и *Carex rostrata* (II) при лежании кусочков в воде комнатной температуры в течение суток.

Абсцисса — время определения теплоустойчивости клеток с момента срезки растений; *исх.* — исходный момент; *ордината* — теплоустойчивость клеток, определенная по подавлению движения протоплазмы при 5-минутном нагреве.

устойчивости в течение лета, тогда как вариации теплоустойчивости ленинградской ежи незначительны.

Причина этих отличий, по-видимому, связана со следующими обстоятельствами. Благодаря климатическим различиям холодовая закалка и связанное с ней повышение теплоустойчивости у хибинской ежи наступает в начале сентября, а в отдельные годы (1958) в конце августа. К зиме теплоустойчивость клеток хибинской ежи поднимается до 48° и выше, что никогда не наблюдается у ежи сборной в Ленинграде. Зимний уровень теплоустойчивости ленинградской ежи доходит лишь до 47°. Весной, в апреле, у ленинградских растений происходит быстрый спад устойчивости к летнему уровню. Снижение устойчивости имеет место и у хибинской ежи, однако этот процесс затягивается вплоть до июня, совпадая со сроками таяния снега. В короткий летний период наблюдаются отдельные скачки теплоустойчивости. Они могут являться результатом ночных заморозков. В. Я. Александров и Н. Л. Фельдман (1958) наблюдали подъем теплоустойчивости на 0.8—1.1° в Хибинах в середине августа после ночного заморозка на клетках *Dactylis glomerata*, *Anthoxanthum alpinum* и *Carex bigelowii*. Повышение теплоустойчивости клеток описано было и при действии высоких температур — тепловой закалке (Александров, 1956; Лютова, 1958; Александров и Фельдман, 1958; Александров и Язкулыев, 1961; Ломагин, 1961). В соответствии с этим мы наблюдали подъем теплоустойчивости в дни с необычайно высокой для Севера дневной температурой летом 1957 и 1960 г. Можно думать, что более высокий уровень теплоустойчивости в течение летнего периода у хибинской ежи связан с частичным сохранением закаленного состояния клеток.

Нами были получены кривые теплоустойчивости ежи, находившейся на разных уровнях закалки (рис. 2). Кривая *I* соответствует исходному незакаленному состоянию. Она полностью накладывается на кривую теплоустойчивости ленинградской ежи (Александров и Фельдман, 1958). Кривая *II* получена в июле 1957 г., в период подъема теплоустойчивости. Кривая *III* — относится к осени — периоду развившейся холодовой закалки. Как видно на рис. 2, в отличие от данных, полученных Александровым для ленинградской ежи, наклон кривых, т. е. температурный коэффициент теплового повреждения, при естественной холодовой закалке меняется.

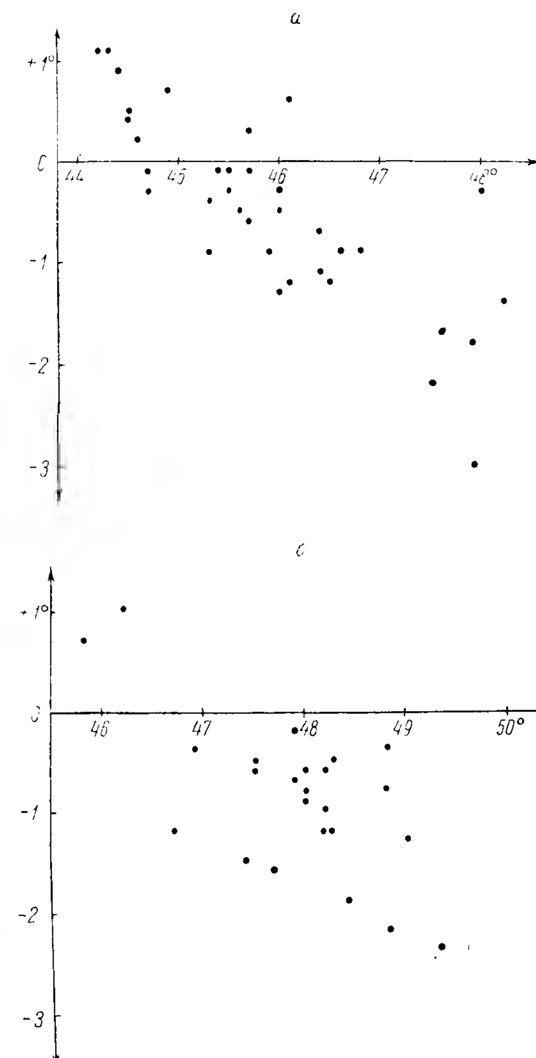


Рис. 6. Изменение теплоустойчивости клеток *Dactylis glomerata* (а) и *Carex rostrata* (б) при лежании кусочков листовых влагалищ в воде комнатной температуры за два дня.

Абсцисса — величина исходной теплоустойчивости клеток, определенная по подавлению движения протоплазмы при 5-минутном нагреве; *ордината* — изменение теплоустойчивости клеток кусочков, лежавших два дня.

Carex rostrata — растение с очень широким ареалом. Она приурочена к естественным водотокам от тундровой зоны до полупустыни включительно.

В изобилии встречается под Ленинградом и в окрестности оз. М. Вудъявр в Хибинах. Осока удобна для круглогодичного наблюдения, так как зимует в зеленом

состоянии. В эпидермисе листового влагалища великолепно видно движение протоплазмы. *C. rotundata* — растение с северным ареалом распространения и не заходит южнее северной части лесной зоны. В условиях Хибин чаще встречается по мочажинам, которые легко прогреваются летом и промерзают зимой. Также очень удобна для микроскопирования.

На рис. 3 и 4 показан ход сезонных изменений теплоустойчивости двух исследованных осок. Подобно тому, что было обнаружено на злаках, у осок также наблюдается минимальная теплоустойчивость в летний период, повышение ее осенью и спад к началу лета. Кривые теплоустойчивости, полученные для растений в различной степени закаленных, не обнаруживают достоверного изменения наклона кривых.

Как известно, холодовая закалка обратима (Туманов, 1940). Перенесенные с холода в комнатную температуру растения быстро снижают уровень своей холодоустойчивости и в ряде случаев через 5—7 дней приходят к исходному состоянию. Опытами В. Я. Александрова, М. И. Лютовой и Н. Л. Фельдман (1959) было показано, что параллельно со снижением устойчивости к холоду падает устойчивость к нагреву, спирту и высокому гидростатическому давлению. Закалка, вызванная высокими температурами, также является обратимой. Таким образом, при сохранении в нормальных температурных условиях кусочков ткани, теплоустойчивость которых была повышена за счет холодовой или тепловой закалки, мы наблюдаем падение уровня теплоустойчивости. В этих же условиях теплоустойчивость незакаленных клеток не изменяется или проявляет тенденцию к повышению (Александров и Фельдман, 1958). Для проверки, соответствует ли закаленному состоянию повышенная теплоустойчивость клеток, мы поставили ряд опытов на *Dactylis glomerata* и *Carex rostrata*. В разное время года после определения теплоустойчивости по 5-минутному нагреву часть кусочков листовых влагалищ обоих растений оставлялась в ежедневно сменяемой воде комнатной температуры. Очередные определения теплоустойчивости производились через 4—8—12 и 16 часов. Один из опытов представлен на рис. 5. Как видно из графика, при перемещении изолированных частей растения с повышенной теплоустойчивостью клеток с открытого воздуха в комнатные условия снижение теплоустойчивости начинается сразу же, причем основной спад происходит в течение первых 8—12 часов. В связи с этим мы провели ряд наблюдений за изменением устойчивости клеток к нагреву в течение 1—2 дней после переноса кусочков в комнатную температуру. Оказалось, что при лежании кусочков изменение теплоустойчивости в первые два дня определяется ее исходной величиной. Если теплоустойчивость клеток ежи сразу после взятия от растения характеризуется температурой 44—45°, то наблюдается некоторое повышение теплоустойчивости; если исходная теплоустойчивость равна 45—46°, то за два дня она снижается на 0.2—0.3°, если она выше 46°, то на 1.2°, если же выше 47°, то на 1.5 или 2°. Таким образом, чем выше теплоустойчивость, тем значительнее ее спад при лежании кусочков (рис. 6, *а*). Подобное явление наблюдалось и у *Carex rostrata* (рис. 6, *б*). Эти данные свидетельствуют о том, что повышенная теплоустойчивость, наблюдаемая на наших объектах, отличается неустойчивостью, которая характерна для закаленного состояния клеток.

Выводы

1. Теплоустойчивость *Dactylis glomerata*, *Carex rostrata* и *C. rotundata* изменяется в течение года: летом она минимальна, осенью повышается, держится на высоком уровне зимой и по мере таяния снега снижается к летнему уровню.

2. Сопоставление сезонных изменений *D. glomerata* в Ленинграде и Хибинах выявило, что теплоустойчивость хибинской ежи летом находится на более высоком уровне; осенний подъем начинается раньше и достигает более высокого уровня; весенний спад задерживается поздним таянием снега.

3. В летние дни возможен подъем теплоустойчивости клеток *D. glomerata* под влиянием ночных заморозков или необычно высоких дневных температур.

4. Содержание изолированных частей влагалища листа *D. glomerata* и *C. rostrata* в воде комнатной температуры приводит к изменению теплоустойчивости. Чем выше теплоустойчивость исходного материала, тем ниже падает она в течение первых двух дней. Основной спад теплоустойчивости происходит в первые 8—12 часов.

Литература

Александров В. Я. (1954). Упрощенный способ инфильтрации растительных тканей. Бот. журн., 3. — Александров В. Я. (1956). Цитофизиологический анализ теплоустойчивости растительных клеток и некоторые задачи цитоэкологии. Бот. журн., 7. — Александров В. Я. и Н. Л. Фельдман. (1958). Исследование реактивного повышения устойчивости клеток при действии нагрева. Бот. журн., 2. — Александров В. Я., М. И. Лютова и Н. Л. Фельдман. (1959). Сезонные изменения устойчивости растительных клеток к действию различных агентов. Цитолог., 1. — Александров В. Я. и А. Язкулыев. (1961). Тепловая закалка растительных клеток в природных условиях. Цитолог., 6. — Ломагин А. Г. (1961). Изменение устойчивости растительных клеток после кратковременного действия высокой температуры. Цитолог., 3. — Лютова М. И. (1958). Изучение фотосинтеза на клетках с экспериментально повышенной устойчивостью. Бот. журн., 2. — Туманов И. И. (1940). Физиологические основы зимостойкости культурных растений.

Полярно-Альпийский
ботанический сад
Кольского филиала
Академии наук СССР,
г. Кировск.

(Получено 20 VII 1961).

Буи-Гуи-Дап и Нгуэн-Хуу-Тхуок

(Bùi-Huy-Dáp et Nguyễn-hũu-Thuóc, Viet Nam)

ОБ ЕСТЕСТВЕННОМ ОПАДЕНИИ ВЕРХУШЕК ПОБЕГОВ У КУЛЬТИВИРУЕМЫХ ЦИТРУСОВЫХ [1]

С 6 рисунками

Более чем по какому-либо другому вопросу расходятся мнения культиваторов о целесообразности обрезки цитрусовых.

Одни считают, что цитрусовые не выносят обрезку, другие полагают, что в культуре цитрусовых обрезка является обязательным мероприятием для поддержания их продуктивности, третьи, наконец, заявляют, что обрезка должна быть очень легкой, а некоторые формы могут обходиться и без нее. С целью разработки биологической основы для разрешения этого вопроса мы приступили к изучению роста и развития побегов цитрусовых.

В этой заметке описывается особое явление, которое мы наблюдали у цитрусовых, а именно — опадение верхушек побегов после того, как побеги достигают определенной степени развития.

Известно, что цитрусовые являются вечнозелеными растениями. В своем годичном цикле они имеют несколько периодов роста побегов: весной, летом, осенью, а в тропических странах даже зимой. Число побегов, развивающихся в каждый период, их мощность и ритм роста зависят от различных факторов, в первую очередь от климата (температуры и осадков) и от возраста данного экземпляра. А от ритма роста побегов в течение года зависит плодоношение в последующем году.



Рис. 1. Конус нарастания *Citrus decumana* в период роста.

Мы наблюдали за состоянием побегов в различные периоды роста (весной, летом, осенью и зимой) на деревьях различного возраста (молодых, в состоянии полной зрелости и старых) и отметили естественное опадение верхушек у всех побегов на деревьях любого возраста.

Даже у очень молодых деревьев, наблюдения над которыми составляют содержание настоящей заметки, естественное опадение верхушек является обязательным, несмотря на то, что эти деревья находятся в полном расцвете своего вегетативного развития.

На недавно посаженной плантации Института агрономии и лесоводства в Ханое мы проводили наблюдения над более чем 2000 деревьев. Мы проследили за развитием и ростом более чем 5000 побегов летнего периода роста у пяти видов: *Citrus sinensis*,[2] *C. nobilis*, *C. limonum*, *C. decumana* и *Citrus* sp. — формы апельсина, которая особенно ценится во Вьетнаме (естественный гибрид между *Citrus aurantium* и *C. nobilis*).

[1] Перевод О. М. Полетико.

[2] Здесь и далее видовые названия даны по рукописи автора без изменений.

Мы специально остановили свой выбор на изучении молодых двулетних деревьев в летний период роста с тем, чтобы вести наблюдения в условиях, наиболее благоприятных для роста дерева.

Шаг за шагом мы следили за появлением и ростом побегов и начали систематические измерения их, когда молодые побеги имели 1.5 см длины. Измерения продолжались и в течение периода остановки роста в длину и прекратились лишь в день опадения верхушек. Результаты этих исследований сопоставлялись с метеорологическими показателями за период наблюдений (табл. 1).

Изучение данных, представленных в табл. 2 показывает, что:

1. У всех видов, бывших под наблюдением, побеги непосредственно после их появления начинают быстро расти в длину (рис. 1); затем рост их мало-помалу замедляется и потом совсем прекращается, а верхушки побегов подготавливаются к опадению.

2. После опадения верхушки побег больше не растет, но он продолжает утолщаться, а листья становятся крупнее, особенно верхние, и их окраска делается все более темной (рис. 2 и 3).

3. Максимальная быстрота роста побегов в длину более или менее совпадает с наиболее дождливыми днями (рис. 4).

ТАБЛИЦА 1

Температура и осадки в Ханое в течение летнего периода роста побегов (за период наблюдений)

Дата	Ежедневная температура (в °С)			Количество осадков (в мм)	Дата	Ежедневная температура (в °С)			Количество осадков (в мм)
	средняя	максимальная	минимальная			средняя	максимальная	минимальная	
21 VI	29.5	33.3	27.1	—	27 VII	30.5	34.3	27.5	0.3
22 VI	29.7	33.6	26.1	—	28 VII	29.5	33.6	26.3	1.8
23 VI	30.0	34.2	26.5	—	29 VII	27.7	30.9	25.2	59.5
24 VI	29.6	33.3	27.5	00	30 VII	27.0	29.5	24.4	11.6
25 VI	30.0	33.8	26.3	—	31 VII	29.1	32.9	25.8	—
26 VI	29.0	33.7	26.5	—	1 VIII	30.8	34.1	26.7	—
27 VI	27.6	31.0	26.4	—	2 VIII	31.2	34.5	28.0	0
28 VI	28.3	32.6	26.3	5.3	3 VIII	29.4	32.0	26.5	0.5
29 VI	30.7	34.8	26.3	—	4 VIII	27.0	30.5	24.8	158.0
30 VI	28.7	33.1	24.4	26.0	5 VIII	27.5	30.0	24.9	42.0
1 VII	25.6	29.4	23.3	76.4	6 VIII	29.2	32.8	26.9	—
2 VII	25.5	29.1	22.9	56.1	7 VIII	28.0	31.3	24.5	51.3
3 VII	26.2	28.5	23.5	28.8	8 VIII	28.6	32.7	25.1	2.2
4 VII	26.1	29.9	24.3	16.0	9 VIII	29.6	33.0	27.1	—
5 VII	26.6	29.1	25.1	3.9	10 VIII	30.5	35.0	27.3	3.4
6 VII	29.5	33.0	26.3	—	11 VIII	29.9	33.0	27.8	—
7 VII	31.2	35.7	26.9	—	12 VIII	26.5	29.9	25.8	17.4
8 VII	34.7	36.3	27.2	—	13 VIII	25.4	26.4	25.0	23.7
9 VII	28.5	32.8	26.2	0.2	14 VIII	25.8	27.6	24.8	39.9
10 VII	24.7	26.5	23.6	27.0	15 VIII	27.5	30.5	24.5	32.4
11 VII	23.4	29.9	24.8	0	16 VIII	27.3	32.2	24.7	24.3
12 VII	27.9	30.9	25.5	0	17 VIII	27.1	29.9	24.7	35.2
13 VII	28.1	32.7	24.5	2.3	18 VIII	28.0	31.0	25.3	5.8
14 VII	27.9	31.0	24.5	3.8	19 VIII	26.5	31.4	22.9	70.9
15 VII	28.2	31.6	24.4	10.3	20 VIII	28.9	33.5	24.9	—
16 VII	28.5	31.9	25.3	1.3	21 VIII	29.4	94.3	27.4	—
17 VII	28.8	32.6	25.8	0	22 VIII	30.0	35.5	26.8	—
18 VII	28.9	33.3	26.5	0	23 VIII	30.1	34.4	26.9	—
19 VII	29.2	32.8	27.1	—	24 VIII	29.0	32.5	27.7	0.2
20 VII	24.5	29.7	22.3	110.4	25 VIII	29.6	33.6	26.2	—
21 VII	27.2	31.6	23.3	20.3	26 VIII	30.3	33.8	27.7	—
22 VII	28.5	31.8	24.0	6.3	27 VIII	30.9	35.1	27.0	—
23 VII	28.2	31.4	25.8	19.6	28 VIII	28.7	31.6	25.5	1.1
24 VII	26.6	29.9	24.8	29.7	29 VIII	27.0	30.9	25.3	6.1
25 VII	28.8	31.9	25.4	0	30 VIII	26.5	—	—	60.1
26 VII	29.5	32.6	27.3	0					



Рис. 2. *Citrus decumana* — растущий побег (*слева*) и побег после опадения верхушки (*справа*).



Рис. 3. *Citrus sinensis* — растущий побег (*слева*) и побег после опадения верхушки (*справа*).

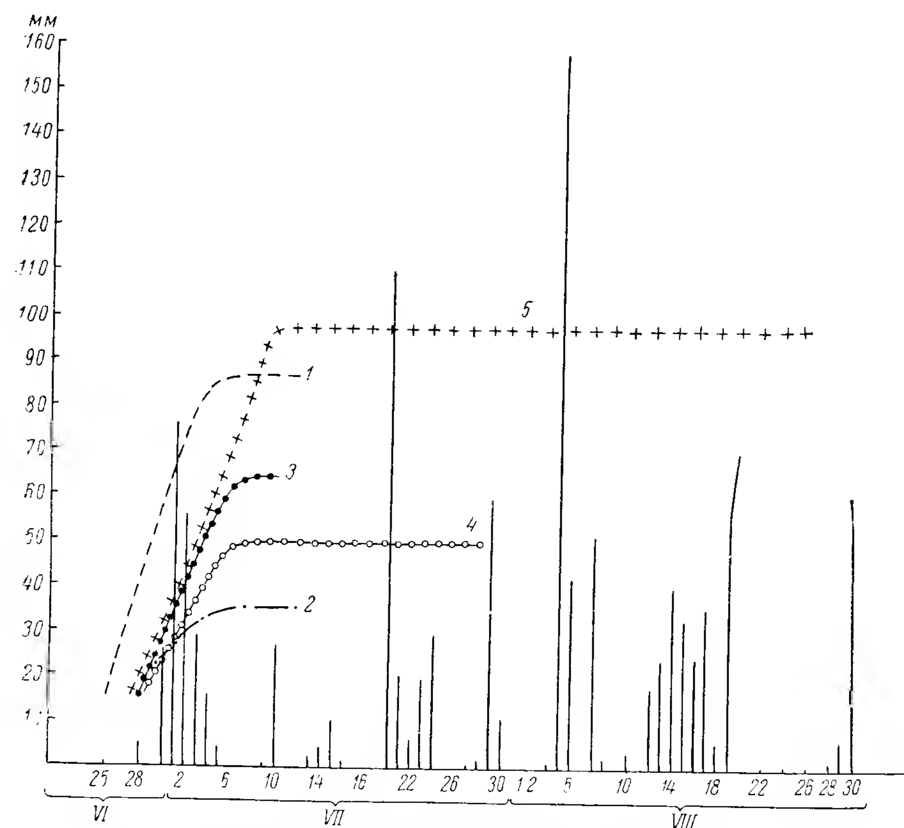


Рис. 4. Кривые роста побегов у видов *Citrus*.

1 — *C. sinensis*; *2* — *C. nobilis*; *3* — *C. decumana*; *4* — *C. limonum*; *5* — *Citrus* sp. *По оси ординат* — количество осадков (в мм) и длина побегов (в см); *по оси абсцисс* — даты

4. У разных побегов скорость роста в длину может быть различной, однако у всех побегов неизбежно опадают верхушки.

5. Промежуток времени между прекращением роста побега в длину и опадением его верхушки может быть весьма различным у разных видов. У *Citrus sinensis*, *C. nobilis* и *C. decumana* он варьирует от 2 до 6 дней, будучи наиболее коротким у *C. decumana* (2 дня). В противоположность этому у *C. limonum* и *Citrus* sp. этот период значительно длиннее, достигая 8 дней и более у первого вида и 49 дней у второго. Этот показатель характерен для различных видов и в некоторой степени определяет их отношение к обрезке.



Рис. 5. Верхняя часть побега *Citrus decumana* после опадения верхушки; ясно заметен рубец рядом с колючкой, которая начинает развиваться в пазухе последнего листа.

Наблюдения над побегами с момента прекращения их роста в длину до опадения верхушек показывают, что после того, как побег достигает максимальной длины верхушка начинает мало-помалу желтеть. Последние зачатки листьев, окружающие конус нарастания, также желтеют, некоторые из них вскоре опадают.

Наконец, опадает и верхушка побега вместе с оставшимися зачатками листьев, оставляя ясный рубец, видный невооруженным глазом (рис. 5). Анатомическое изучение верхней части побега показало, что после опадения верхушки образуется несколько слоев опробковевших клеток (окрашены в зеленый цвет, на фотографии они черные), которые образуют рубец и защищают нижележащие ткани (рис. 6). Разделительная ткань, по-видимому, опадает вместе с конусом нарастания.

Из пяти изучавшихся видов *C. limonum* имеет наиболее сильный рост. Едва только его побег прекращает рост в длину, задолго до опадения верхушки, в пазухах листьев начинают развиваться почки. У других видов этот процесс осуществляется значительно позднее, после опадения верхушки побега, когда последний хорошо созрел, ко времени наступления следующего периода побегообразования. Может быть, именно эта биологическая особенность является причиной того, что *C. limonum* лучше других видов переносит обрезку или даже нуждается в ней, чтобы все побеги имели достаточно воздуха и света для регулярного плодоношения.

Вследствие естественного опадения верхушки побега пазушная почка, ближайшая к опавшей верхушке, как бы продолжает побег, так как угол ее отклонения от побега у исследованных видов особенно незначителен. Это приводит к тому, что бывает довольно трудно различить побеги, последовательно развившиеся друг из друга после опадения верхушек, в особенности после полного формирования ветвей. Поэтому скелетные ветви дерева кажутся сформированными в ходе непрерывного нарастания побегов.



а б

Рис. 6. Срезы верхней части побегов *Citrus decumana* (*а*) и *C. sinensis* (*б*) после опадения верхушки. Заметны слои опробковевших клеток (*черные*) и сосуды.

ТАБЛИЦА 2

Рост побегов в длину у различных видов *Citrus* (летний период роста)

Вид (форма)	Длина побега (в см)	Июнь			Июль																		Август				Число дней с момента прекращения роста побега в длину до опадения верхушек	Число пазушных почек на одном побеге
		25	27	28	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28	31	1	24	26	28		
C. sinensis	Средняя	1.50	—	—	7.47	8.36	8.60	8.61	8.61	8.61	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	0
	Максимальная	1.50	—	—	11.00	15.90	16.65	16.65	16.65	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	0
	Минимальная	1.50	—	—	2.15	2.15	2.15	2.15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	0
C. nobilis	Средняя	—	1.50	—	2.95	3.36	3.48	3.50	3.50	3.50	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	0
	Максимальная	—	1.50	—	4.50	5.35	5.90	5.90	5.90	5.90	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	0
	Минимальная	—	1.50	—	2.20	2.20	2.20	2.20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	0
C. decumana	Средняя	—	—	1.50	4.13	5.42	6.11	6.37	6.37	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	0
	Максимальная	—	—	1.50	6.00	7.45	8.60	9.00	9.00	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	0
	Минимальная	—	—	1.50	2.05	2.25	2.25	2.25	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	0
C. limonum	Средняя	—	—	1.50	3.11	4.15	4.80	4.93	4.94	4.94	4.94	4.94	4.94	4.94	4.94	4.94	4.94	4.94	—	—	—	—	—	18	1.5
	Максимальная	—	—	1.50	3.80	6.10	8.20	9.15	9.30	9.30	9.30	9.30	9.30	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	2
	Минимальная	—	—	1.50	2.55	3.40	3.70	3.70	3.70	3.70	3.70	3.70	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12	1
Citrus sp.	Средняя	—	1.50	—	4.19	5.63	6.98	8.34	9.48	9.65	9.73	9.73	9.73	9.73	9.73	9.73	9.73	9.73	9.73	9.73	9.73	—	—	41	0
	Максимальная	—	1.50	—	6.15	9.80	13.50	17.90	23.70	23.70	23.70	23.70	23.70	23.70	23.70	23.70	23.70	23.70	23.70	23.70	23.70	23.70	23.70	49	0
	Минимальная	—	1.50	—	3.00	3.30	3.60	3.90	3.90	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	0

Довольно раннее естественное опадение верхушек побегов является биологической особенностью цитрусовых.[1] Она проявляется как у молодых, так и у старых деревьев и у побегов любого сезона роста. Необходимо с этим считаться при формировании кроны дерева с тем, чтобы она в конечном счете имела красивую и уравновешенную форму

Литература

Гусева Е. П. (1954). Биологические основы обрезки цитрусовых с целью получения высоких и устойчивых урожаев. (На китайском языке). — Екимов В. П. (1958). Плодовые деревья субтропиков. (На китайском языке). — Капцинель М. А. (1950). Апельсин. — Курсанов Л. И., Н. А. Комарницкий, К. И. Мейер и др. (1958). Ботаника. — Максимов Н. А. (1958). Краткий курс физиологии растений. — Шитт П. Г. (1956). Биологические основы агротехники плодовых. (На китайском языке). — Бун-Хуи-Дап. (1960). Тропические плоды — цитрусовые. (Вьетнамское издание). — Тунг-Шеп-Нао. (1957). По поводу книги «Биологические основы обрезки цитрусовых с целью получения высоких и устойчивых урожаев. Acta agricult. sinica, 1. (На китайском языке).

Институт агрономии
и лесоводства,
г. Ханой, Вьетнам.

(Получено 15 IX 1960).

А. М. Якшина

СЕМЕННОЕ ВОЗОБНОВЛЕНИЕ В ЛЕСНЫХ КУЛЬТУРАХ УРДИНСКОГО ЛЕСХОЗА ЗАПАДНО-КАЗАХСТАНСКОЙ ОБЛАСТИ

С 6 рисунками

Урдинские пески, являющиеся частью Волго-Уральского песчаного массива, расположены в зоне полупустыни с годовой суммой осадков 240 мм. Рельеф песков здесь — бугристый. По котловинам среди песчаных бугров на небольшой глубине имеются пресные грунтовые воды. Во влажные годы капиллярная кайма их подходит к поверхности некоторых котловин. Благоприятный водный режим обеспечил хорошее приживание культур древесных пород по котловинам и дальнейшее их развитие (II бонитет в возрасте около 40 лет).

Урдинские культуры заслуживают всяческого внимания и привлекли много исследователей. Однако по вопросу об их естественном семенном возобновлении, имеющем практическое значение для дальнейших облесительных работ, собрано еще недостаточно материала.

Сравнительно полно изучены группы соснового самосева, прижившиеся по необлесенным котловинам с близким уровнем грунтовых вод (Якшина и Гаель. 1955). Что касается времени появления всходов и существования их в первый год жизни, то эти вопросы для Урды еще не освещались. Приводим поэтому некоторые наши наблюдения за самосевом и пробными посевами.[2]

Самосев сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.).[3] Если в умеренном климате появление самосева стоит в прямой зависимости от семенных лет, то в Урде дело обстоит несколько иначе. Как и во всякой засушливой местности, появление обильного самосева зависит там от совпадения семенного года с хорошим увлажнением. И тот и другой факторы имеют последействие. По-видимому, семена сосны в естественной обстановке сохраняют всхожесть и на будущий год. Последействие влажного года выражается в том, что грунтовые воды держатся на высоком уровне и в год больших осадков и в год, следующий за ним (Гаель, 1952). Поэтому возобновление сосны в Урде бывает приурочено не к одному благоприятному году, а происходит как бы волнами, захватывающими несколько лет подряд.

---

[1] В. С. Солодовникова, ведущая фенологические исследования в оранжереях Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, обнаружила в 1957 г. и наблюдала далее ежегодное опадение верхушек побегов у различных представителей цитрусовых. Явление это свойственно всем древесным растениям, обладающим симподиальным типом ветвления.

[2] Наблюдения проведены нами во время работы в Песчаном отряде Института леса АН СССР.

[3] Латинские названия растений даны по «Флоре СССР» и «Флоре средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского (изд. 8-е).

ТАБЛИЦА 1

Возрастной состав групп соснового самосева

№ пробной площади	Число экземпляров	Возраст (год появления всходов)								
		1942	1943	1944	1945	1946	1947	1948	не определен	всего
13	Абсолютное	10	26	102	175	313	127	4	—	757
	То же в %	1	3	13	23	41	17	1	—	100
12	Абсолютное	5	47	72	89	69	21	4	23	330
	То же в %	2	14	22	27	21	6	1	7	100
14	Абсолютное	10	18	24	36	28	6	—	10	132
	То же в %	8	14	18	27	21	4	—	8	100
10	Абсолютное	—	9	28	23	10	2	2	—	74
	То же в %	—	12	38	31	13	3	3	—	100
24	Абсолютное	18	16	4	6	—	—	—	—	44
	То же в %	41	37	9	13	—	—	—	—	100
18	Абсолютное	10	11	7	6	—	—	—	9	43
	То же в %	23	26	16	14	—	—	—	21	100
11	Абсолютное	—	3	6	11	—	—	—	—	20
	То же в %	—	15	30	55	—	—	—	—	100

Для иллюстрации приведем возрастной анализ нескольких групп возобновления сосны (табл. 1).

Возможно также предполагать, что во влажные периоды происходит ежегодное плодоношение сосны. Во всяком случае в 1954 г., следующем за семенным годом, урожай также имел место (см. графу «шишки второго года» в табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Плодоношение сосны обыкновенной по учету в конце августа 1953 г.

№ пробной площади	Бонитет	Полнота	Плодоносящие деревья		Количество шишек					
					на среднем дереве			в насаждении		
			количество	%	прошлых лет	второго года	первого года	прошлых лет	второго года	первого года
20	I	0.7	15	26	20	—	—	300	—	—
16	I	0.8	14	30	16	—	—	244	—	—
18	II	0.7	45	51	270	126	—	12150	5670	—
15	II	0.9	27	47	210	64	—	5670	1728	—
17	II	1.0	19	40	196	11	—	3724	209	—
12	III	0.6	15	75	80	210	—	1200	3150	—
39	III	0.7	23	65	170	76	—	3910	1748	—

Наши работы в Урде совпали с двухлетним (1952—1953 гг.) сравнительно влажным периодом, когда обилие снега, а временами и летних осадков обеспечило высокий подъем грунтовых вод. В 1952 г. среди бугров имелись котловины, влажные с поверхности от капиллярной влаги. Однако самосева не появилось; очевидно, не было семян.

Семенным был 1953 год. Дружный лёт семян начался 11 апреля. Семена в большом количестве имелись и в котловинах, и на буграх, скапливаясь под кустами, в траве и во всех мелких ямках, каковы, например, следы на песке.

В 1954 г. обсеменение сосны прошло недружно и незаметно. В оба года в одной и той же котловине производился учет количества семян и всходов.

Подсчет семян был сделан на транссектах, пересекающих котловину с бугра на бугор.

В 1953 г. на 100 м² котловины со склонами 25 мая (с большим запозданием) было обнаружено 1530 семян. Почти все они были светлой окраски. В 1954 г. на тех же 100 м² 18 мая было найдено всего 244 новых семени и 933 старых.

Распределение семян по элементам рельефа (в 1953 г.) было таково. На 1 м² западного склона котловины приходилось в среднем 8 семян; на 1 м² дна, поросшего донником — около 20 семян; на 1 м² пологого восточного склона — 13.

Первый всход в 1953 г. был замечен 11 мая; в 1954 г. — в начале июня. Подсчет всходов 24 VI 1953 г. показал, что прорастание семян сосны имело место только на дне котловины. На 20 м² было 24 всхода. Это значит, что из 20 семян, имеющихся на каждом метре дна, проросло в среднем одно. Фактически же всходы располагались по-иному, появляясь группами в местах с поврежденной поверхностью почвы, в приконках, ямках и т. п. — всюду, где был нарушен почвенный покров. Некоторое количество их имелось и под покровом трав. На склонах бугров семена сосны не прорастали. Другой учет дал аналогичные результаты (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Приуроченность всходов 1953 г. к рельефу

	Бугор голый	Котловина голая	Котловина с насаждением без травы	Котловина с насаждением с травой	Склоны насаждения с травой
Площадь (в м²)	20	22	24	61	13
Фактическое число всходов . . .	0	0	26/1 [1]	48/0.6 [1]	0

Всходы 1953 г., изреживаясь в течение лета, частично сохранились до зимы.

В 1954 г., несмотря на небольшое количество свежих семян, сосновые всходы появились повсеместно, и распределялись они по-иному. Они возникли прямо на подстилке, не только в понижениях, но и на небольших бугорках, встречающихся иногда по днищам облесенных котловин. Количество их было велико и доходило до 10 на 1 м². Это объяснялось условиями погоды: в 1954 г. весной и в начале лета часто перепадали небольшие дожди, поддерживавшие почву и подстилку во влажном состоянии. В середине июня, когда корни всходов углубились примерно на 5 см, началась сильная жара с суховеями, за неделю почва просохла на глубину 20 см и всходы нацело погибли.

Таким образом, рельеф и непосредственно — через распределение семян, а главным образом путем воздействия на влажность почвы — влияет на появление всходов сосны. Прорастания сосновых семян на склонах нам наблюдать не удалось. Но в Урде изредка встречаются одиночные семенные сосны 10—20 лет, выросшие на северных склонах бугров. По-видимому, в отдельные годы песок здесь бывает достаточно влажен, чего можно ожидать при обилии снега и частых весенних дождях.

Легко предположить, что при общем недостатке влаги травяной покров оказывает отрицательное влияние на приживание всходов. Однако в действительности оказывается наоборот. Нужно оговориться, что речь идет о покрове из донника, который в Урде вырастает во влажные годы до высоты 2—3 м. Для того, чтобы выяснить, как он влияет на приживание сосновых всходов, был поставлен маленький опыт, наблюдение за всходами велось в течение второй половины лета и осени 1953 г.

Котловина с появившимися всходами, размером 25×25 м, заросла корневой порослью тополя гибридного (*Populus hybrida* M. B. =*P. canescens* Sm.) высотой 3—4 м. По краям она ограничена пятью соснами обыкновенными (*Pinus silvestris* L.) и двумя крымскими (*P. pallasiana* Lamb.) в возрасте около сорока лет. Проективное покрытие травами составляет 60—100%. Встречаются донники белый и каспийский (*Melilotus albus* Desr., *M. polonicus* [L.] Desr.), солодка уральская (*Glycyrrhiza uralensis* Fisch.), девясил германский (*Inula germanica* L.), спаржа лекарственная (*Asparagus officinalis* L.), вейник наземный (*Calamagrostis epigeios* [L.] Roth), овсяница красная (*Festuca rubra* L.), мятлик луковичный (*Poa bulbosa* L.), житняк сибирский (*Agropyron sibiricum* [Willd.] P. B.) и др. Преобладающая высота травяного покрова около 40 см, местами же заросли донника образуют сплошное переплетение высотой 2—2.3 м. В таких местах ярус трав развит плохо.

Результаты наблюдений над самосевом представлены в табл. 4.

Как видно из табл. 4, в опыте имелось две площадки под покровом донника и две без него. Канавкой предполагалось устранить воздействие на всходы корней взрослых сосен и тополя. Но будучи оставлена незасыпанной, она сыграла другую роль.

[1] В числителе общее число всходов, в знаменателе — число их на 1 м².

ТАБЛИЦА 4

Динамика отмирания всходов сосны обыкновенной в разных условиях

Дата	Травостой срезан на 5 м²		Травостой срезан, площадка 5 м², окопана узкой канавкой		Площадка 5 м², окопана узкой канавкой		Контроль на 1 м²	
	наличие	убыль	наличие	убыль	наличие	убыль	наличие	убыль
29 VI	23 шт.	—	26 шт.	—	39 шт.	—	10 шт.	—
14 VII	19	4 шт.	23	3 шт.	36	3 шт.	9	1 шт.
1 VIII	14	5	18	5	28	8	7	2
17 VIII	9	5	5	13	16	12	7	0
2 IX	5	4	4	1	14	2	7	0
16 IX	4	1	3	1	13	1	6	1
1 X	3	1	3	0	12	1	6	0
Выживание (в %)	14	—	12	—	31	—	60	—

В течение июля во всех вариантах и контроле шла постепенная убыль самосева. В первой половине августа началась сильная жара. Убыль всходов на окопанных площадках резко возросла. По-видимому, из канавы шло значительное испарение почвенной влаги. В варианте без донника и без канавы убыль осталась прежней, а в контроле, под прикрытием донника, от жары не погиб в это время ни один всход. Результаты опыта показательны: в контроле сохранилось 60% всходов, а без донника (1-й вариант) только 14%. Из двух окопанных площадок в лучшем положении оказалась площадка, прикрытая донником. По-видимому, физическое испарение из накаленной открытой почвы больше, чем высасывание донником влаги из почвы, которую он затеняет. Кроме того, приземный слой воздуха в густой заросли донника должен быть более влажным. Дышится там труднее.

Таким образом, на первом году жизни всходов покров из донника им благоприятствует.

Лучшее развитие всходов в высоту и лучшее их охвоение наблюдалось также в культурах аморфы (*Amorpha fruticosa* L.), под прикрытием ее густых веток, опускающихся до земли, и в других аналогичных условиях, где умерялся нагрев почвы и повышалась влажность воздуха.

Всходы, появляющиеся в необлесенных котловинах, влажных с поверхности от капиллярной влаги, оказываются в значительно лучших условиях, несмотря на отсутствие тени. Имея бесперебойное снабжение влагой, они не боятся солнечных ожогов, и отлично развиваются (рис. 1).

Однако влажность песка благоприятна лишь до известного предела, выше которого всходы вымокают. Поэтому во всех группах возобновления, возникших в голых котловинах, сосенки старшего возраста располагаются кольцом вокруг самого влажного участка котловины и не выживают в центре этого участка (рис. 2). На следующий год при некотором спаде грунтовых вод самосев появляется и в более низкой части котловины, и снаружи от кольца перезимовавших всходов. Так, в течение 4—5 лет возможная для заселения площадь котловины заполняется всходами. В последующую волну обсеменения новые всходы возникают под кронами молодняка, где уже сложились «тесные» взаимоотношения между особями. В этой стадии заселения старшие сосенки не оказывают такого благотворного влияния на самосев, так как корни всходов развиваются в верхнем слое почвы, к этому времени густо пронизанном корнями молодняка (Якшина и Гаель, 1955).

В упомянутой выше работе показано, что наилучшим развитием во всех случаях отличаются сосенки-пионеры. Появляющиеся впоследствии всходы растут хуже. Однако не следует считать, что молодняк оказывает только отрицательное влияние на развитие позднейшего самосева. Так, в нашем опыте (табл. 4) все всходы погибли в суровую зиму 1953/1954 г., в группах же молодняка всходы 1953 г. благополучно перезимовали.

Самосев тополя гибридного (*Populus hybrida* M. B.) и кустарниковых ив (*Salix caspica* Pall., *S. rosmarinifolia* L.). Таким же закономерностям подчиняется появление самосева тополя и ив. Во влажные годы тополь дает рассеянные всходы в бугристых песках: по мелким понижениям влажных котловин, под прикрытием крон соснового молодняка, в канавах и т. п., одним словом, на влажном

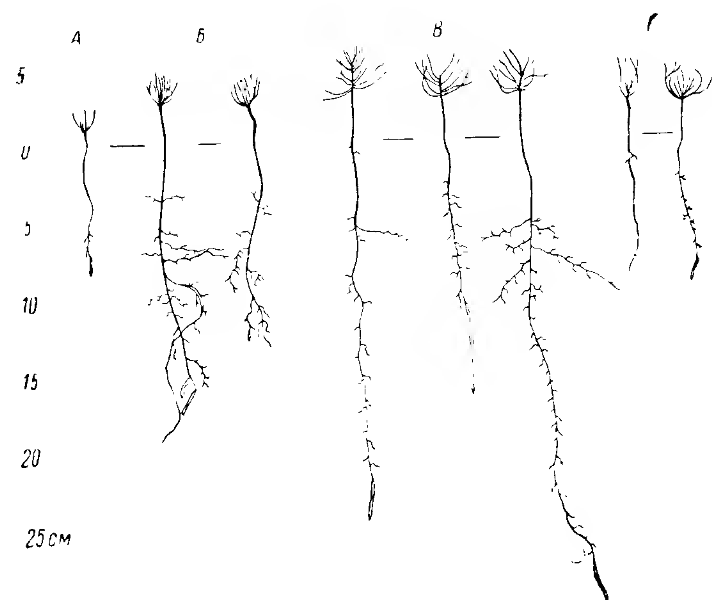


Рис. 1. Сеянцы и самосев сосны обыкновенной (1953 г.).

А и *В* — посев в открытой котловине, в борозду, углубленную на 20—25 см (*А* — раскопан 20 VI 1953; *Б* — раскопаны 8 X 1953); *В* — сеянцы весеннего посева в местном поливном питомнике (раскопаны 21 IX 1953); *Г* — самосев в ямке с влажным песком (*левый* экземпляр раскопан 26 V 1953, *правый* 20 VI 1953).

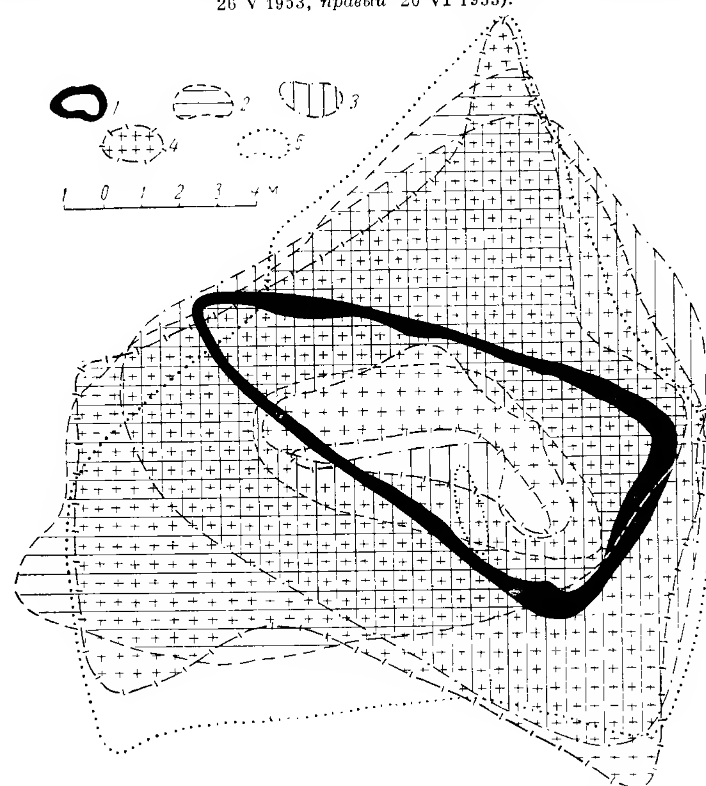


Рис. 2. Схема заселения открытой котловины самосевом сосны разного возраста (пробная площадь 12).

1 — десятилетки; *2* — девятилетки; *3* — восьмилетки; *4* — семилетки; *5* — шестилетки.

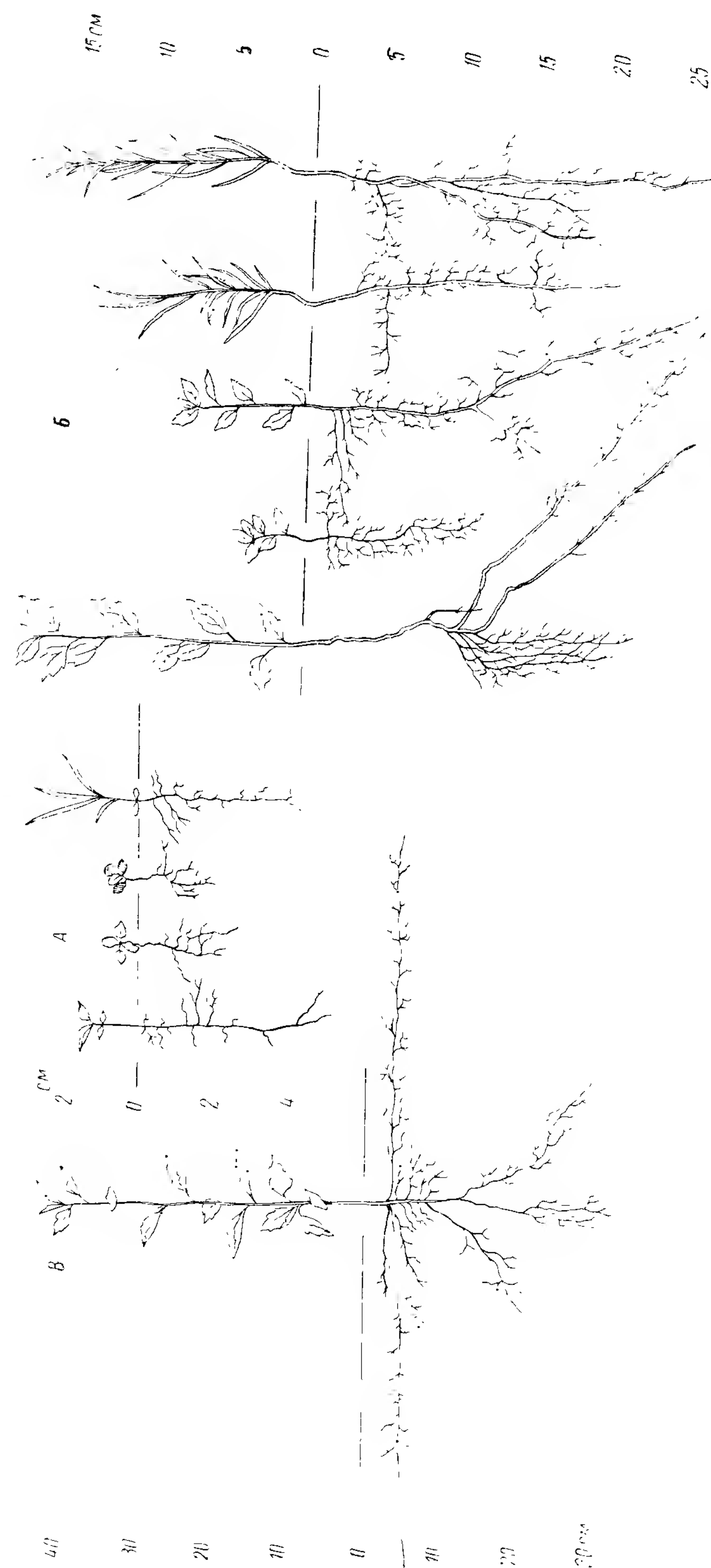


Рис. 3. Самосев тополя гибридного и ивы розмаринолистной во влажной котловине Урдинского лимана.

А — всходы от налета семян 1953 г. (раскопаны 25 VI 1953); *Б* — всходы от налета семян 1953 г. (раскопаны 4 IX 1953); *В* — перезимовавший экземпляр тополя гибридного (раскопан 25 VI 1953).

субстрате. Наиболее обильное возобновление встречается в местах сильно увлажненных и свободных или почти свободных от другой растительности. Такое явление наблюдалось в 1952 г. Семена тополя разлетелись в середине мая, образовав пышные белые скопления под кустами, на подветренных склонах бугров и т. п. В июле котловины на Урдинском лимане, влажные с поверхности серебрились от множества молодых всходов (рис. 3). 4 IX 1952 был произведен количественный учет всходов тополя на трех площадках 50×50 см (рис. 4).

ТАБЛИЦА 5

Естественное возобновление тополя нарынского

Площадки 50 × 50 см	Число всходов 4 IX 1952	Средняя высота всходов (в см)
1	28	11.7
2	57	6.8
3	101	5.5

Отпад всходов происходит в первое же лето. Уже к сентябрю в котловине встречались засохшие экземпляры, хотя песок в это время был влажен с 6 см глубины. Шейка корня у них была нитевидно утоньшена, но с 6—8 см глубины корень был толстым и сочным.

Многоснежная зима 1952/1953 г. сильно подняла уровень грунтовых вод после снеготаяния, особенно на лимане. Грунтовые воды выступили на поверхность, почти полностью затопив лиман и отрезок дороги (около 1 км), ведущей от станции Сайхин к Урде. Самосев тополя был почти целиком залит водой. К 8 мая вода постепенно стала спадать, и появились листья на макушках молодых топольков. К 14 мая вода в котловине спустилась ниже поверхности песка, но выдавливалась под ногами. Подсчет прошлогодних всходов на самой густо заселенной площадке, произведенный 30 мая, показал, что из 101 всхода перезимовали только 65. Во второй половине июня 1953 г. в той же котловине вновь появились молодые всходы от налета семян 1953 г. 20 июня они имели по 2 семядоли и по 2 красноватых сильно опушенных снизу листочка. Учет 25 июня показал, что на прошлогодней площадке размером 50×50 см имеется 62 перезимовавших тополька (3 погибли) и 102 новых (рис. 3). На второй такой же площадке сумммарное число всходов было 196, на третьей 111, на четвертой 247. В течение лета и осени 1953 г. среди перезимовавших всходов отпада больше не было, всходы же 1953 г. сильно сократились в количестве.

Молодые топольки (табл. 5) отличаются энергичным ростом надземных частей и корней. 26 сентября 1954 г был раскопан один из наиболее рослых экземпляров в возрасте двух лет. Высота его (70 см) уменьшена из-за объедания скотом, диаметр стволика у поверхности почвы 1.4 см. Вертикальный корень, вначале толстый (1 см), с глубины 25—30 см разветвляется на несколько корней, которые проникают на глубину 50—55 см. Пять поверхностных корней очень длинные: 278—165—243 см. От них отходят местами якорные корни, а концы горизонтальных нередко загибаются книзу.

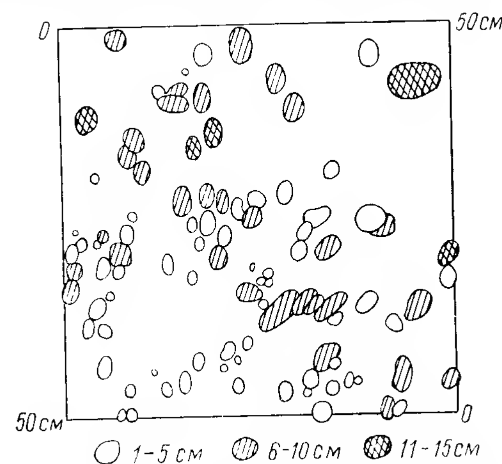


Рис. 4. Расположение, проекции крон и высоты самосева тополя нарынского на лимане (зарисованы 4 IX 1952).

В сырых низинах обильно возобновляются также ивы: каспийская и розмаринолистная. Особенно это относится ко второму виду (рис. 3). Самосев ивы розмаринолистной — надежный показатель близости грунтовых вод. Обычно всходы ее отличаются большой густотой. Так, 18 VIII 1953 в небольшой сырой ложбине на окраине бугристых песков был обнаружен самосев ив с плотностью 1460 шт./м².

В культурах Урды хорошо развита а к а ц и я б е л а я (*Robinia pseudacacia* L.). Она обильно цветет и плодоносит. Однако плоды созревают единично и в очень редких случаях, так как семена нацело выедаются акациевой огневкой. Поэтому естественное семенное возобновление акации практически отсутствует, хотя единичные молодые экземпляры ее свидетельствуют о возможности появления самосева. 11 V 1953 был обнаружен всход во взрослом насаждении, впоследствии погибший.

Другие древесные и кустарниковые породы Урды — черная ольха (*Alnus glutinosa* [L.] Gaertn.), лох узколистный (*Elaeagnus angustifolia* L.) — также распространяются самосевом, но первые фазы этого процесса нам наблюдать не удалось.

П о с е в ы. Наличие надежного возобновления сосны, тополя, ольхи, лоха, ив, изредка белой акации по котловинам между бугров указывает на возможность

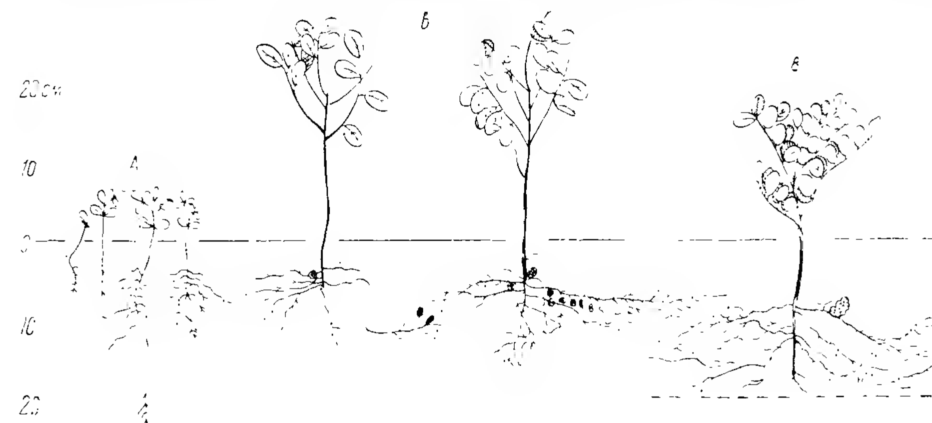


Рис. 5. Сеянцы белой акации посева 1953 г.

А — под кронами сосны в углубленных лунках (*два слева* — раскопаны 27 V 1953, *два справа* — 10 VI 1953); *Б* — в траншее с дном, расположенным в верхней части капиллярной зоны (раскопаны 8 X 1953, в фазе листопада); *В* — в местном поливном питомнике (раскопан 21 IX 1953). *Пунктиром* показана подошва пахотного слоя.

разведения их посевом. Прямая зависимость выживания самосева от влажности почвы и близости грунтовых вод подсказывает условия, необходимые для такого посева.

В 1953 г. были заложены небольшие опыты с посевом семян сосны и белой акации в котловинах среди бугристых песков. Наклюнувшиеся семена высевались в лунки, углубленные на 20—25 см для приближения к зоне капиллярного увлажнения. Лунки с сосной слегка притенялись вертикально воткнутыми ветками ивы розмаринолистной. Всходы сосны (рис. 1, *А*, *Б*), хотя и дали значительный отпад в первое лето, но часть (200 штук на 15 м²) перезимовала и, видимо, удержится в дальнейшем. От всходов сосны из местного поливного питомника (рис. 1, *В*) они отличались меньшими размерами, но зато были больше микоризованы, что сближает их с самосевом.

Посев белой акации производился в углубленные лунки; в открытой котловине, под кронами соснового насаждения и в узкой глубокой траншее, с помощью которой существующая группа возобновления сосны предохранялась от воздействия материнских сосен.

Всходы в открытой котловине погибли целиком от засекания песком и подгрызания чернотелками и их личинками. Под кронами сосны, где засекания не было, всходы в углубленных лунках появились дружно (особенно при густом посеве), но в течение лета также погибли из-за иссушения почвы; сохранились лишь единичные наиболее сильные экземпляры, на корнях которых к осени образовались очень крупные бактериальные клубеньки.

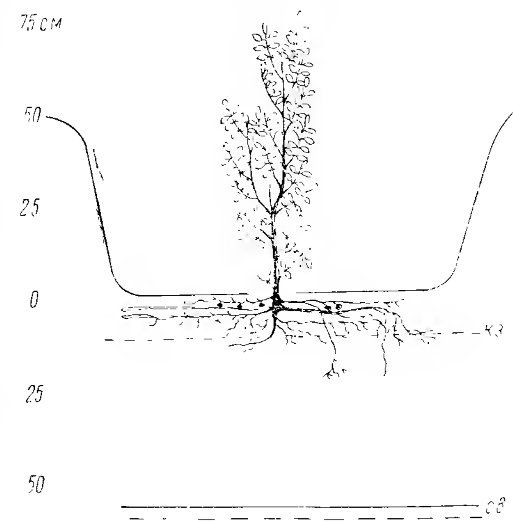


Рис. 6. Хороший экземпляр белой акации, посеянной в траншее на втором году жизни (раскопан 28 VI 1954).

кз — верхняя граница капиллярной зоны, *гв* — уровень грунтовых вод.

Перспективным оказался посев в глубокую канавку — траншею. Основное преимущество его — постоянно влажный субстрат, так как дно траншеи расположено в верхней части капиллярной зоны. Кроме того, в траншее нет ветра и исключено

обжигание прямыми солнечными лучами, а влажность воздуха заметно повышена. Посев был произведен 4 V 1953.

Первые листья на всходах в траншее были вдвое крупнее, чем в посевах под соснами и в открытой котловине. Вместе с акацией здесь появился и самосев сосны, размер которого также превосходил всходы во всех остальных местах. С конца июня на прекрасно растущую, но очень нежную акацию стала нападать бобовая тля. Борьба с ней (опрыскивание раствором минерально-масляной эмульсии) в течение лета проводилась три раза с неизменным успехом. 17 IX 1953 траншея была расширена до 1 м во избежание застоя морозного воздуха. К 8 X 1953 наибольшая высота акации достигала 56 см, корни же развивались поверхностно в пределах канавы (рис. 5). На тонких корнях и даже на главном корне развились мелкие и крупные бактериальные клубеньки. Стволики в нижней части одревеснели.

В суровую зиму 1953/1954 г. померзли многие породы: крымские сосны, всяаморфа и др. Померзли верхушки и у акации в канаве. Но уже к 10 мая 1954 г. она оделась темно-зелеными листьями. Рост ее в жаркое и засушливое лето 1954 г. протекал очень энергично благодаря постоянному грунтовому увлажнению (рис. 6). В конце сентября 1954 г. лучшие экземпляры достигали высоты 1.5 м и продолжали расти (средние экземпляры имели высоту 93—128 см, мелкие — 56 см). Сосновые всходы были заглушены ею.

В июле 1958 г. Урду посетил А. Г. Гаель. По его сообщению, высота акации, выращенной в траншее, достигла 4—4.5 м, в отдельных случаях доходила до 5 м; сохранилось около 50 деревцов. Зимами верхушки их подмерзали, но деревца хорошо оправлялись. Приросты по годам отмечены следующие: 1954 г. — 90 см, 1955 г. — 150 см, 1956 г. — 60 см, 1957 г. — 45 см, 1958 г. — 60 см.

Этот небольшой опыт с траншейным посевом акации заслуживает, как нам кажется, внимания производственников. Выкопка траншей для посева на постоянное место требует меньше труда, чем полив в течение целого лета в питомниках и пересадка сеянцев. Таким же образом, по-видимому, могут быть выращены ольха черная и сосна — главные породы Урдинского лесхоза. Впоследствии траншеи могут быть засыпаны, ибо деревья прекрасно переносят засыпание песком — в настоящее время встречаются насаждения ольхи и сосны, погребенные до высоты 3—4 м и не обнаруживающие признаков угнетения.

Литература

Гаель А. Г. (1952). Облесение бугристых песков засушливых областей. — Якшина А. М. и А. Г. Гаель. (1955). Естественное возобновление сосны на песках полупустынного Заволжья. Бот. журн., 1.

Москва. (Получено 15 VIII 1961).

М. Наткевичайте-Иванаускене

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ РЕКИ МЕРКИС

Геоботаническое обследование пойменных лугов р. Меркис в основном проводилось нами в июне 1958 г. и дополнительно в 1959 г. на площади, составляющей примерно 800 га, от устья реки Меркис до пос. Валкининкай, т. е. была обследована пойма нижнего и среднего течения реки.

Изученная часть поймы находится в южной части Юго-восточной песчаной равнины Литвы, а именно — на так называемой песчаной равнине р. Катра и нижнего течения р. Меркис (Басаликас, 1955). Ответвлением вдоль р. Катра эта долина соединяется с низменностью в верхнем течении р. Немунас, которая в свою очередь связана с Припятско-Полесской низменностью. Другим, более узким, ответвлением указанная долина соединяется с песчаными равнинами древних ледниковых долин рек Бебра и Нарева. Не только сходные современные экологические условия, но и общность развития флоры сближают растительный покров южной части Юго-западной песчаной равнины Литвы и вышеупомянутых более южных древнеаллювиальных песчаных равнин. Об общности развития флоры этих песчаных равнин свидетельствует наличие одних и тех же эндемичных видов. Так, например, эндемик Полесских песков *Tragopogon bjelorussicus* Art. (Флора БССР, 1959) обнаружен нами также на песчаной равнине р. Катра и нижнего течения р. Меркис. Другим эндемичным видом указанных песчаных равнин, по-видимому, является *Silene lithuanica* Zap. (во «Флоре Белорусской ССР». II. 1949 г. этот вид не отграничен от *Silene armeria* L.). Термофильные олиготрофные растительные сообщества распространены не только на зандровой равнине, но и в поймах рек южной части Юго-восточной песчаной равнины Литвы. На зандровой равнине они представлены термофильными сосновыми лесами и термофильной травянистой растительностью песков (здесь, например, встречаются такие редкие

на территории Литвы растения, как *Arenaria graminifolia* Schrad., *Dianthus carthusianorum* L. и др.) а в поймах — лугами на песчаных почвах, красочный аспект которых в июне определяет обильно цветущая *Armeria elongata* (Hoffm.) C. Koch, а в июле — белые зонтики *Libanotis sibirica* (L.) C. A. M. и *Pimpinella saxifraga* L. Группами и поодиночке растут в пойме также представители широколиственных лесов — дуб, липа, вяз гладкий, ясень, лещина, бересклет европейский и бородавчатый и другие древесные и кустарниковые виды вместе с термофильными травянистыми растениями — *Coronilla varia* L., *Vincetoxicum officinale* Moench и др.

В продольном профиле р. Меркис, между Меркине и Валкининкай, можно выделить три отрезка, различающиеся растительностью лугов: Меркинский, Варенский и Валкининкский. В Меркинском, нижнем по течению, отрезке (между Меркине и устьем р. Скроблюс) в среднезональной пойме распространены лисохвостники (Alopecureta pratensis), а в приматериковой — остроосочники (Cariceta gracilis). Луга обеих формаций широко распространены и в поймах других более крупных рек Литвы (Немунас, Невежис, см.: Наткевичайте-Иванаускене, 1955, 1957). Особенностью пойменных лугов р. Меркис на этом отрезке является наличие в приматериковой пойме небольших участков редко встречающихся в Литве галофитных лугов Scirpeta tabernaemontani.

На следующем, расположенном выше по реке, Варенском отрезке (между устьями рр. Ула и Версека) распространенные здесь среднезональные луга высокого уровня наиболее ярко отражают особенности материковых условий; проявляется их родство с материковой растительностью. Это луга на песчаных почвах, представленные ассоциацией Festuca rubra—Carex hirta—Armeria elongata.

Луга среднего уровня среднезональной поймы на этом отрезке представлены аллювиальным вариантом (социацией Equisetum arvense) ассоциации Deschampsia caespitosa—Phleum pratense—Ranunculus acer. В приматериковой пойме этого отрезка наиболее распространены Acoreta calami, опоясанные узкой (реже более широкой) полосой остроосочников (Cariceta gracilis). Интересной особенностью приматериковых лугов этого отрезка р. Меркис является произрастание бекмании (*Beckmannia eruciformis* Host), очень редкого в Литве растения.

Луга третьего, Валкининкского, отрезка, расположенные еще выше по течению (между устьями рр. Версека и Граужупис), имеют явные черты материковых лугов. На высоких уровнях распространены пустошные луга и пастбища (Agrostideta vulgaris) или пустоши (обильно растут *Festuca ovina*, *Hieracium pilosella* и др.). Здесь также распространены растения песков (*Carex hirta* и др.), однако вместе с тем явно выступают черты психрофилизации, встречается даже *Nardus stricta* (луга на песчаном аллювии Варенского отрезка, наоборот, никаких следов психрофилизации не имеют). На средневысоких уровнях встречаются богатые разнотравьем суходольные мелкозлаковые луга с *Poa pratensis*, *Phleum pratense*, *Agrostis vulgaris*, *Rumex thyrsiflorus*. *Achillea millefolium* и др. Хотя и не обильно представленными, но довольно характерными растениями на таких лугах являются *Campanula patula* и *Dianthus deltoides* На преобладающих в этом отрезке средненизких уровнях распространены щучники. Они представлены материковым вариантом (социацией *Carex goodenoughii*) ассоциации Deschampsia caespitosa—Phleum pratense—Ranunculus acer. На низких уровнях распространены главным образом остроосочники.

Особенности песчаной равнины рр. Катра и нижнего течения Меркис наиболее ярко отражают луга на песчаных почвах (представленные ассоциацией Festuca rubra—Carex hirta—Armeria elongata), находящиеся на высоких уровнях Варенского отрезка поймы, а отчасти также приматериковые луга с более или менее выраженными явлениями галофилизации на Меркинском (Scirpeta tabernaemontani) и Варенском (луга с бекманией) отрезках поймы.

В хозяйственном отношении наиболее ценными и продуктивными являются сенокосные среднезональные луга Меркинского отрезка (лисохвостники), а также аллювиальный вариант среднезональных щучников, распространенных на Варенском отрезке. Площади, занятые болотистыми лугами (главным образом остроосочниками, распространенными на Меркинском и Валкининкском отрезках), а также материковыми щучниками, распространенными на Валкининкском отрезке, в будущем, после осушения, следует использовать для создания искусственных травостоев.

Луга высоких уровней Варенского и в особенности Валкининского отрезков являются низкокачественными и малоурожайными. Однако луга на песчаных почвах (Festuca rubra—Carex hirta—Armeria elongata) Варенского района следует сохранить ввиду интереса, который они представляют в ботанико-географическом отношении. Они являются до сих пор единственным известным ярким примером термофильных, олиготрофных пойменных лугов в Литве. Сохранить этот ценный для науки объект можно без ущерба для народного хозяйства республики, так как занимаемая ими площадь составляет всего около 60 га, а улучшить их при помощи обычных мероприятий трудно.

Описанную нами ассоциацию Festuca rubra—Carex hirta—Armeria elongata нельзя поместить ни в один из классов луговых формаций (настоящие, остепненные, пустошные, болотистые, торфянистые луга), выделенных А. П. Шенниковым (1935, 1938). Эти луга являются переходными между луговым типом растительности и травянистой растительностью песков. Они имеют в мезофитном травостое примесь олиготрофных

растений, приспособленных к теплым и сухим условиям. Весьма константными видами (степень константности 100—90%) лугов этой ассоциации в пойме р. Меркис являются: *Festuca rubra*, *Phleum pratense*, *Poa angustifolia*, *Carex hirta*, *Medicago falcata*, *Armeria elongata*, *Equisetum arvense* f. *ramulosum*, *Galium mollugo*, *Libanotis sibirica*, *Ranunculus bulbosus*, *Rumex thyrsiflorus*, *Sedum acre*, *Thalictrum minus*; менее константны (степень константности 89—60%) *Festuca pratensis*, *Achillea millefolium*, *Pimpinella saxifraga*, *Plantago media*, *Thymus pulegioides*. По крайней мере половина перечисленных видов является растениями песков или сухих солнечных местообитаний. Только в слабой степени на этих лугах выражены явления ксерофилизации (примесь эутрофных растений, приспособленных к теплым и сухим условиям) и совсем не выражены явления психрофилизации (не встречаются олиготрофные растения, приспособленные к холодным и сухим условиям). Мы относим такие луга к песчанистым лугам (Prata calidisicca). Однако эта категория лугов, как и все те вышеупомянутые категории, которые Шенников выделяет в качестве отдельных классов луговых формаций, не объединяет генетически родственные луговые ассоциации, а является экологической формой луговой растительности. Исторических связей луговых фитоценозов эти категории не отражают. Так, краснооовсяничники (Festuceta rubrae) Шенников относит к классу настоящих лугов. Однако этот класс вряд ли может объединить все типы красноовсяничников; ведь известно, что среди них имеются торфянистые типы сообществ. Невозможно отнести к настоящим лугам и вышеупомянутую, описанную нами в пойме р. Меркис, ассоциацию красноовсяничников на песчаных почвах. То же самое можно сказать о формации щучковых лугов, которые Шенников относит к классу формаций торфянистых лугов. Так, в пойме р. Меркис описанные нами луга ассоциации Deschampsia caespitosa—Phleum pratense—Ranunculus acer представлены аллювиальным вариантом, который по всем признакам относится к настоящим лугам, и материковым вариантом, который следует отнести к торфянистым лугам. Весьма константными (степень константности 100—90%) видами лугов ассоциации Deschampsia caespitosa—Phleum pratense—Ranunculus acer в пойме р. Меркис являются: *Deschampsia caespitosa*, *Festuca rubra*, *Phleum pratense*, *Poa trivialis*, *Trifolium repens*, *Achillea millefolium*, *Ranunculus acer*, менее постоянны (степень константности 89—60%) *Poa pratensis*, *Centaurea jacea*, *Cerastium caespitosum*, *Galium mollugo*, *Leontodon autumnalis*, *Pimpinella saxifraga*, *Rumex acetosa*. Дифференциальными видами аллювиального и материкового вариантов этой ассоциации являются: 1) *Carex hirta*, *Equisetum arvense*, *Taraxacum officinale*, *Bromus mollis*, *Vicia cracca*, *Heracleum sibiricum*. *Plantago media* — весьма постоянные и довольно постоянные виды аллювиального варианта и 2) *Carex goodenoughii*, *Agrostis vulgaris*, *Anthoxanthum odoratum*, *Cynosurus cristatus*, *Carex leporina*, *C. panicea*, *Galium uliginosum*, *Geum rivale* — весьма постоянные и довольно постоянные виды материкового варианта.

Таким образом, генетически близкие типы фитоценозов, происшедшие в результате расширения экологического ареала ассоциации, оказываются связанными с разными типами местообитаний. Кладя в основу классификации экологический принцип, мы вынуждены такие типы фитоценозов или искусственно включить в один класс формаций, выделенный на основании какого-либо одного типа местообитаний (например, все типы щучников включаем в класс формаций торфянистых лугов), или родственные по происхождению типы фитоценозов, искусственно оторвав друг от друга, поместить в разные классы формаций (например, одни ассоциации или даже варианты ассоциаций щучников поместить в класс формаций настоящих лугов, другие — в класс формаций торфянистых лугов). Чтобы не было путаницы, экологическую и генетическую классификацию растительных сообществ следует так же ясно отграничить одну от другой, как отграничена систематика растений от классификации жизненных форм. Наряду с экологической классификацией луговой растительности, имеющей, безусловно, большое прикладное значение, следует разрабатывать и углублять и генетическую классификацию.

Хотя система Браун-Бланке, основанная на выявлении характерных видов, определяющих отдельные систематические категории растительных сообществ, и является односторонней, однако следует признать, что комплекс характерных видов действительно является одним из реальных показателей исторических связей классифицируемых объектов. Ведь эволюция ассоциации происходила в связи с расширением экологического и географического ареалов. В связи с таким расширением исходная ассоциация расчленяется на новые ассоциации. В этом случае не только выпадают некоторые виды и появляются новые, но и остается определенный комплекс видов (ядро), унаследованный от исходной ассоциации. Принципы генетической классификации фитоценозов, намеченные А. И. Лесковым (1943) на примере лесов из кавказской пихты, следует применить и при классификации луговой растительности.

Литература

Ба̃салика с А. (1955). Песчаная равнина юго-востока Литовской ССР. Тр. Вильнюсск. гос. унив., VII (на литовск. яз.). — Л е с к о в А. И. (1943). Принципы естественной системы растительных ассоциаций. Бот. журн., 2. — Н а т к е в и-

ч а й т е - И в а н а у с к е н е М. (1955). Геоботанический очерк основных формаций заливных лугов низовья реки Немунас. В кн.: Заливные луга низовья реки Немунас (на литовск. яз.). — Н а т к е в и ч а й т е - И в а н а у с к е н е М. (1957). Растительность заливных лугов низовья реки Невежис. Тр. Вильнюсск. гос. унив., IV (на литовск. яз.). — Ш е н н и к о в А. П. (1935). Принципы ботанической классификации лугов. Сов. бот., 5. — Ш е н н и к о в А. П. (1938). Луговая растительность СССР. В кн.: Растительность СССР, I. — Ф л о р а Б С С Р. (1959). V. Под ред. Б. К. Шишкина.

Вильнюсский государственный университет им. В. Капсукаса.

(Получено 1 III 1961).

Д. С. Буяновский и Е. А. Чикалова

БИОСИНТЕЗ АСКОРБИНОВОЙ КИСЛОТЫ В ПЛОДАХ, РАСТУЩИХ НА ДЕРЕВЕ

Содержание аскорбиновой кислоты в растениях зависит от многих факторов. Большое значение имеют как условия внешней среды, так и физиологическое состояние растения.

Основным материалом для синтеза аскорбиновой кислоты являются углеводы и их производные. Аскорбиновая кислота образуется в результате окислительного превращения углеводов или других соединений, содержащих 6 атомов углерода (Девятнин, 1950).

Первое исследование роли сахаров в биосинтезе аскорбиновой кислоты было проведено еще в 1934 г. (Ray, 1934). В дальнейшем были опубликованы разноречивые данные о роли и значении сахаров в биосинтезе аскорбиновой кислоты (см.: Овчаров, 1958). Установлено, что при вакуум-инфильтрации листьев растворами некоторых углеводов и спиртов отмечается более значительное новообразование аскорбиновой кислоты (Ray, 1934; Guha a. Ghosh, 1934; Поволоцкая, 1937; Тульчинская, 1940; Рубин, 1940; Рубин и Спиридонова, 1941; Розанова, 1946; Девятнин, 1948, 1950, и др.). Однако никто из исследователей не изучал влияния растворов углеводов на накопление аскорбиновой кислоты в плодах, растущих на дереве.

Установлено, что между корнями, листьями и плодами существует теснейшая связь. Круговорот веществ в растении в целом отличается от локальных круговоротов в отдельных тканях. Листья являются основным источником образования витаминов. Из них витамины поступают в другие части растения.

Витамины, как известно, оказывают огромное влияние на обмен веществ, и вместе с тем они сами являются продуктами этого обмена; их образование в значительной степени зависит от физиологического состояния растения (Овчаров, 1958).

Ввиду того, что круговорот веществ в плодах на дереве, а следовательно, и содержание в них аскорбиновой кислоты иные по сравнению с плодами, сорванными с дерева, мы считали целесообразным изучить влияние различных углеводов и их производных на накопление аскорбиновой кислоты в плодах, растущих на дереве, до того как они потеряли связь с материнским организмом.

Повышенный биосинтез аскорбиновой кислоты отмечается при поранении картофеля, капусты, чеснока, яблок и т. д. Изучение раневого биосинтеза обычно проводилось исследователями в плодах, сорванных с растения (Карманова, 1936; Поволоцкая, 1937; Прокошев, 1943, 1944; Львов, Гуцевич и Пантелеев, 1945; Прокошев и Данчева, 1946; Колесник, 1959, и др.).

Мы показали, что раневой биосинтез в плодах, растущих на дереве, обеспечивает более высокое содержание аскорбиновой кислоты (Буяновский и Чикалова, 1959). Поэтому представлялось интересным изучить совместное действие поранения и различных веществ на биосинтез аскорбиновой кислоты в плодах на дереве.

Экспериментальная часть

Мы изучали влияние растворов глюкозы, фруктозы, маннита и сорбита на накопление аскорбиновой кислоты в яблоках, растущих на дереве. Одновременно исследовалось совместное влияние углеводов и ранения на накопление аскорбиновой кислоты. В каждой серии опытов под наблюдением находилось 18 яблок. В первый день опыта в 6 яблок мы впрыскивали по 1 мл 1%-го раствора указанных углеводов или их производных, в другие 6 яблок — по 1 мл 5%-го раствора тех же веществ. На следующий день для изучения раневого биосинтеза у 6 яблок, в которые были впрыснуты растворы (в 3 яблока 1%-е и в 3 — 5%-е растворы) вырезались небольшие кусочки наподобие апельсинных долек. Через сутки определялось содержание аскорбиновой кислоты. 6 яблок служили контролем. В продолжение всех этих опытов яблоки оставались на дереве.

Исследования проводились с сортом «Антоновка» в 1959 и 1960 гг. Содержание аскорбиновой кислоты определялось с помощью 0.001 раствора дихлорфенол-индофенола (Гост 3715-47). Результаты наших опытов приводятся в табл. 1, 2, 3 и 4.

ТАБЛИЦА 1

Влияние глюкозы и ранения на накопление аскорбиновой кислоты в яблоках

	Вариант	Содержание аскорбиновой кислоты (в мг%)
Целые яблоки	Контроль	5.8
	1%-й раствор глюкозы	9.8
	5%-й раствор глюкозы	9.0
Яблоки с вырезкой	Контроль	7.8
	1%-й раствор глюкозы	10.4
	5%-й раствор глюкозы	12.8

ТАБЛИЦА 2

Влияние фруктозы на накопление аскорбиновой кислоты в яблоках

	Вариант	Содержание аскорбиновой кислоты (в мг%)
Целые яблоки	Контроль	6.2
	1%-й раствор фруктозы	11.8
	5%-й раствор фруктозы	10.8
Яблоки с вырезкой	Контроль	8.2
	1%-й раствор фруктозы	12.4
	5%-й раствор фруктозы	11.6

Результаты наших анализов показывают, что впрыскивание в яблоки 1 мл 1%-х растворов углеводов и их производных во всех случаях приводит к повышению аскорбиновой кислоты, примерно одинаковому для фруктозы, маннита и сорбита (увеличение на 80—90% по сравнению с контролем; несколько меньшее действие оказывают растворы глюкозы (увеличение около 70%). 5%-е растворы оказались менее эффективными. Ранение яблок, в которые впрыснуты 1%-е и 5%-е растворы глюкозы, фруктозы, маннита и сорбита еще больше повышает содержание аскорбиновой кислоты.

Очевидно, что при изучении влияния углеводов и их производных на накопление аскорбиновой кислоты в растениях нельзя ограничиваться исследованием листьев и плодов, сорванных с растения, а следует также изучать изменения содержания аскорбиновой кислоты в плодах, растущих на дереве.

ТАБЛИЦА 3

Влияние маннита на накопление аскорбиновой кислоты в яблоках

	Вариант	Содержание аскорбиновой кислоты (в мг%)
Целые яблоки	Контроль	5.8
	1%-й раствор маннита	10.6
	5%-й раствор маннита	10.0
Яблоки с вырезкой	Контроль	8.2
	1%-й раствор маннита	11.2
	5%-й раствор маннита	10.6

ТАБЛИЦА 4

Влияние сорбита на накопление аскорбиновой кислоты в яблоках

	Вариант	Содержание аскорбиновой кислоты (в мг%)
Целые яблоки	Контроль	6.15
	1%-й раствор сорбита .	10.8
	5%-й раствор сорбита .	9.9
Яблоки с вырезкой	Контроль	8.0
	1%-й раствор сорбита .	11.8
	5%-й раствор сорбита .	11.4

Литература

Буяновский Д. С. и Е. А. Чикалова. (1959). Биосинтез аскорбиновой кислоты в плодах при раневой реакции. Бот. журн., 9. — Девятнин В. А. (1948). Витамины. — Девятнин В. А. (1950). Об исходных веществах для биосинтеза аскорбиновой кислоты в растениях. Биохим., 15, 4. — Карманова З. И. (1936). Витамины и витаминизация. Тр. Инст. витамин. пром. — Колесник А. А. (1959). Факторы длительного хранения плодов и овощей. — Львов С. Д., Г. К. Гуцевич и А. Н. Пантелеев. (1945). О функциональном значении витамина С для растения. Уч. зап. Лен. гос. унив. сер. биолог. наук, 15. — Овчаров К. Е. (1958). Роль витаминов в жизни растений. — Поволоцкая К. Л. (1937). Витамин С в прорастающих семенах. Сб.: Пробл. витамин., 2. — Прокошев С. М. (1943). О раневых реакциях клубней картофеля. Биохим., 8, 2—3. — Прокошев С. М. (1944). Раневое образование витамина С в картофеле. Биохим. 9, 1. — Прокошев С. М. и Е. И. Данчева. (1946). Факторы биосинтеза аскорбиновой кислоты. Биохим., 11, 6. — Розанова М. А. (1946). Сезонная динамика накопления аскорбиновой кислоты в листьях и плодах активных и неактивных видов шиповника. ДАН СССР, 53, 7. — Рубин Б. А. (1940). Условия образования витамина С и каротина в растении. Сб.: Синтез органических веществ и роль витаминов в растении. — Рубин Б. А. и Н. С. Спиридонова. (1941). Значение окислительной активности растительной ткани для синтеза аскорбиновой кислоты. Биохим., 6, 6. — Тульчинская К. З. (1940). К вопросу о биосинтезе витаминов. Тр. Всес. конф. по витаминам. — Guha B. C. a. A. R. Ghosh. (1934). Synthesis of Ascorbic Acid (Vitamin C) by means of Tissues in vitro. Nature, 134, 739. — Ray S. (1934). On the nature of the precursor of the vitamin C in the vegetable kingdom. Vitamin C in the growing pea seedling. Biochem. Journ., 28, 3.

Ивановский государственный
педагогический институт.

(Получено 1 II 1961).

Д. С. Ивашин

ЛЕКАРСТВЕННЫЕ РАСТЕНИЯ РЕЧНЫХ ДОЛИН НА ЛЕВОБЕРЕЖЬЕ ЛЕСОСТЕПИ УКРАИНЫ

На левобережье лесостепи Украинской ССР междуречные пространства почти полностью распаханы, и естественный растительный покров, в том числе дикорастущие лекарственные растения сохранились только по речным долинам и большим балкам (а также в небольших массивах водораздельных лесов).

Самыми крупными являются тут долины рек Ворсклы, Псела и Сулы, которые, естественно, наиболее богаты лекарственными растениями. Здесь возможны большие промышленные заготовки лекарственного сырья.

В качестве примера рассмотрим растения долины Ворсклы. Эта долина по рельефу, климату, почвам и растительному покрову, а также по составу лекарственных растений является довольно типичной среди лесостепных долин. В ней встречается растительность следующих типов: лесная, луговая, степная, болотная, водная, сорная и пионерная.

Лесная растительность — один из наиболее распространенных и сравнительно мало измененных типов коренной растительности. Наиболее распространенными лесами являются дубравы, меньшее место занимают боры, еще меньшие площади заняты ольшаниками. Остальные типы лесов — берестняки, ивняки, осинники, топольники, березняки — имеют незначительные площади.

Дубравы — леса из *Quercus robur* L., встречаются на водоразделах, склонах балок и речных долин, в пойме и на второй террасе. Наиболее часто встречаются орешниковые дубравы, имеющие богатый видовой состав, с большим набором лекарственных растений. Основными лекарственными растениями дубрав являются следующие (здесь и в дальнейшем в списки включены только фармакопейные и лекарственно-технические растения) (табл. 1).

Боры — леса из *Pinus silvestris* L., расположены на второй террасе, редко в пойме и еще реже на выходах песков по правому берегу речной долины. Естественные боры и старые сосновые посадки имеют богатый видовой состав с довольно большим набором лекарственных растений. Молодые сосновые посадки обычно состоят только из сосны и разреженного травяного покрова, где возможны заготовки сосновых почек (и реже *Helichrysum arenarium* DC. и *Verbascum phlomoides* L.). Основными лекарственными растениями боров являются следующие (табл. 2).

Ольшаники — леса из *Alnus glutinosa* Gaertn., чаще в виде ольховых болот, расположенных в пойме на пониженных участках, у подножия правого берега речной долины и у второй террасы, на второй террасе, по мокрым балкам и в долинах притоков. Основными лекарственными растениями ольшаников являются следующие (табл. 3).

ТАБЛИЦА 1

Лекарственные растения дубрав

Растения	Водоразделы и пологие склоны	Крутые склоны	Пойма	Вторая терраса
Quercus robur L.	+++	+++	+++	+++
Pinus silvestris L.				—
Tilia cordata Mill.	+++	++	++	++
Malus silvestris Mill.	++	—	—	—
M. praecox Borkh.	+	—	—	+
Berberis vulgaris L.	+	—	—	—
Crataegus monogyna Jacq.	++	—	++	+
C. kyrtostyla Fing.	++	—	+	+
Rhamnus cathartica L.	++	+	—	+
Padus racemosa Gilib.	+	—	++	—
Prunus stepposa Kotov	+++	++	++	—
Frangula alnus Mill.	+	+	++	—
Rosa sp. sp.	++	+	—	—
Salix caprea L.	+	—	—	—
Sambucus nigra L.	+	—	—	+
Sorbus aucuparia L.	—	—	—	+
Convallaria majalis L.	++	+	+++	++
Dryopteris filix mas Schott	—	+	—	+
Fragaria vesca L.	+	—	—	—
Hypericum perforatum L.	+	+	—	++
Origanum vulgare L.	++	—	+	++
Platanthera bifolia Rich.	—	+	—	—
P. chlorantha Cust.	—	+	—	—
Primula veris L.	++	—	—	—
Pulsatilla patens Mill.	—	—	—	++
Valeriana stolonifera Czern.	+	+	—	++

Примечание. Отметки обилия здесь и в дальнейшем: +++ — массово, возможны промышленные заготовки; ++ — часто, не везде, заготовки возможны в отдельных местах; + — изредка, разбросанно, промышленные заготовки невозможны; знак минус — растение отсутствует или встречается очень редко и единично.

Луговая растительность — в настоящее время наиболее распространенный и сравнительно мало измененный тип коренной растительности в пойме. Довольно большие пространства лугов имеются также на второй террасе, по балкам и в долинах притоков. Луговая растительность почти всегда бывает комплексной. пестрой. Чаще всего встречаются разнотравно-злаковые ассоциации. наиболее богатые среди здешних лугов. в том числе довольно богатые и лекарственными растениями. Злаковые луга встречаются довольно редко, а разнотравные почти отсутствуют. Осоковые луга бедные по видовому составу и с небольшим набором лекарственных растений, еще беднее засоленные луга. Основными лекарственными растениями лугов являются следующие (табл. 4).

Степная растительность занимала раньше на водоразделах основные площади, в настоящее время почти не сохранилась. Небольшие остатки степной, точнее остепненной растительности сохранились только по склонам балок и речных долин, на лесных опушках. Они заняты различными ассоциациями типчатников с небольшим набором лекарственных растений. На второй террасе остались фрагменты песчаных степей. В пойме, особенно прирусловой, встречаются остепненные луга. Основными лекарственными растениями остепненных мест являются следующие (табл. 5).

Болотная растительность занимает довольно большие пространства в пойме. особенно приматериковой, на второй террасе и в балках, а также по долинам притоков. Основными лекарственными растениями болот являются следующие (табл. 6).

Водная растительность занимает значительные пространства русла рек и их притоков, большие старицы, озера на второй террасе, пруды в балках. Среди растительности водяных пространств фармакопейных и лекарственно-технических растений почти нет.

Сорная растительность богата по видовому составу, в том числе ценными лекарственными растениями, встречается повсеместно на распаханных участках, в местах с нарушенным покровом естественной растительности, в селениях (во дворах, на ули-

ТАБЛИЦА 2

Лекарственные растения боров

Растения	Боры	Субори второй террасы
Pinus silvestris L.	+++	+++
Quercus robur L.	+	+++
Betula verrucosa Ehrh.	+	—
Crataegus monogyna Jacq.	—	+
C. kyrtostyla Fing.	+	—
Frangula alnus Mill.	+	—
Rosa sp. sp.	—	+
Sorbus aucuparia L.	+	+
Viburnum opulus L.	—	+
Convallaria majalis L.	++	++
Dryopteris filix mas Schott.	+	+
Fragaria vesca L.	+	+
Pulsatilla patens Mill.	++	+++
Valeriana stolonifera Czern.	+	++

ТАБЛИЦА 3

Лекарственные растения ольшаников

Растения	У правого берега	У второй террасы	На второй террасе	В балках
Alnus glutinosa Gaertn.	+++	+++	+++	+++
Frangula alnus Mill.	++	+++	++	++
Padus racemosa Gilib.	+	++	—	+
Viburnum opulus L.	++	++	—	+
Althaea officinalis L.	+	+	+	+
Bidens tripartita L.	++	++	+++	++
Humulus lupulus L.	++	++	++	+
Inula helenium L.	+	+	+	—
Polygonum hydropiper L.	++	++	+++	+
Symphytum officinale L.	+	++	++	+
Urtica dioica L.	+	+	+	+
U. galeopsifolia Wierzb. et Opiz.	++	+++	+++	++

цах, в садах). Она является непостоянной по видомому составу и обилию. Основными лекарственными растениями в составе сорной растительности являются следующие (табл. 7).

Пионерная растительность весьма своеобразная, поселяющаяся только на свободных от другой растительности территориях — глинистых обнажениях, оползнях по правому берегу речной долины, балок и оврагов, на песчаных наносах намываемого берега речного корыта и в прирусловой пойме, на разбитых песках второй террасы. Эту растительность можно считать начальной стадией зарастания свободных пространств. начальной стадией образования растительного покрова. Основными лекарственными растениями пионерной растительности являются следующие (табл. 8).

Богатство речных долин и придолинных частей водоразделов дикорастущими лекарственными растениями связано с общим богатством флоры и растительности, зависящим от расположения их на границе различных почвенно-климатических и ботанико-географических областей: лесостепной и степной (граница между ними по Ворскле проходит южнее Полтавы). Это и обусловило сосуществование здесь лесных и степных растений. По почти меридиональной долине Ворсклы и других рек южные степные растения продвигаются далеко на север по склонам правого высокого берега речной долины. склонам балок и по второй террасе, а северные лесные, луговые и болотные растения проникают на юг по пойме и второй террасе.

В составленном нами общем списке дикорастущих лекарственных растений долины Ворсклы и придолинных частей водоразделов насчитывается 500 видов, или около

ТАБЛИЦА 4

Лекарственные растения лугов

Растения	Луга					
	пойменные			суходольные		
	прирусловые	центральные	притеррасные	на второй террасе	на склонах	в балках
Achillea millefolium L. s. l.	++	—	—	+	++	++
Agropyrum repens P. B. s. l.	++	+	—	+	+	+
Carum carvi L.	—	—	—	—	+	+
Centaurium pulchellum Druce		+	+	—	—	—
Coronaria flos cuculi A. Br.		++	+++	+	—	++
Equisetum arvense L.	++	—	—	+	—	+
Ononis arvensis L.		++	++	+	—	+
Orchis sp. sp.		+	++	—	—	—
Rumex confertus Willd.	+	+	+	—	—	+
Sanguisorba officinalis L.		—	+	+	—	+
Saponaria officinalis L.	++	—	—	—	—	—
Tanacetum vulgare L.	++	—	—	++	—	++
Taraxacum officinale Wigg.	+	+	—	+	+	++
Valeriana nitida Kr.	—	—	+	—	—	+
V. palustris Kr.	—	—	++	+	—	

ТАБЛИЦА 5

Лекарственные растения остепненных мест

Растения	Склоны	Обочины	Толоки	Пойма	Вторая терраса
Achillea millefolium L. s. l.	+++	+++	+++	+	+
Agropyrum repens P. B. s. l.	+	+++	++	+	—
Artemisia absinthium L.	+	+++	+	+	—
Astragalus dasyanthus Pall.	—	—	—	—	—
Cynoglossum officinale L.	+	++	+	+	—
Herniaria glabra L.	—	—	—	+++	++
Melilotus officinalis Desr.	+	++	++	+	—
Plantago major L.	—	++	+	—	—
Polygonum aviculare L.	—	++	++	+	—
Pulsatilla patens Mill.	—	—	—	—	++
Tanacetum vulgare L.	+	+	—	++	—
Taraxacum officinale Wigg.	++	+++	++	+	—
Thymus marschallianus Willd.	+++	+	—	—	—
Verbascum phlomoides L.	+	++	+	+	+

40% всего видового состава дикорастущих растений; в том числе применяемых в научной медицине 107 видов, перспективных для использования 100 видов, применяемых в народной медицине 293 вида. Основное количество видов лекарственных растений принадлежит к двудольным (441 вид), значительно меньше их среди однодольных (36 видов), очень мало среди голосеменных (1 вид), некоторое количество высших и низших споровых (22 вида). Они принадлежат к 96 семействам; наиболее богаты лекарственными растениями из них следующие: сложноцветные (67 видов), губоцветные (38), лютиковые (26), норичниковые (26), розоцветные (26), бобовые (25), крестоцветные (21), гвоздичные (18), зонтичные (17), гречишные (16). По принадлежности к типам растительности лекарственные растения распределяются следующим образом: лесные — 166 видов, луговые — 137 видов, степные — 74 вида, болотные — 74 вида. водные — 9 видов, сорные — 80 видов, пионерные — 2 вида.

Общие запасы сырья лекарственных растений следующие: 1) очень большие, практически почти неограниченные; заготовки возможны сотнями тонн — 4 вида (*Achillea millefolium* L. s. l., *Artemisia absinthium* L., *Polygonum aviculare* L., *Urtica dioica* L.);

ТАБЛИЦА 6

Лекарственные растения болот

Растения	Пойменные болота	Балочные болота	Берега ручьев	Осоковые болота второй террасы	Моховые болота второй террасы
Acorus calamus L.	++	—	—	—	—
Althaea officinalis L.	++	+	—	+	—
Bidens tripartita L.	+	++	++	+	—
Lycopodium clavatum L.	—	—	—	—	+
Menyanthes trifoliata L.	—	—	—	+	—
Polygonum hydropiper L.	+	++	+++	++	++
P. persicaria L.	+	++	++	+	+
Potentilla erecta Hampe	—	—	—	—	++
Symphytum officinale L.	+++	+	—	+	—
Urtica galeopsifolia Wierzb. et Opiz.	++	—	—	+	—
Valeriana palustris Kr.	+	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 7

Лекарственные растения сорных местообитаний

Растения	Поля	Огороды	Рудеральные места	Дворы и улицы	Обочины дорог	Сады
Sambucus nigra L.	—	—	+	—	—	++
Agropyrum repens P. B. s. l.	++	+	—	—	+++	—
Arctium lappa L.	—	—	+	—	—	+
A. tomentosum Micl.	—	—	+++	—	—	+
Bidens tripartita L.	—	+	—	—	—	—
Artemisia absinthium L.	++	+	++	—	++	++
Capsella bursa pastoris Med.	++	++	+	—	—	+
Centaurea cyanus L.	++	—	—	—	—	—
Chelidonium majus L.	—	+	+++	—	—	++
Datura stramonium L.	—	—	++	—	—	+
Hyoscyamus niger L.	+	++	++	—	—	+
Leonurus villosus Desf.	—	—	+++	—	—	++
Matricaria discoidea DC.	—	—	+	++	—	+
Melilotus officinalis Desr.	+	—	—	—	+++	+
Plantago major L.	—	—	+	+++	++	+
Polygonum aviculare L.	—	+	++	+++	+++	+
P. hydropiper L.	—	+	—	—	—	—
P. persicaria L.	—	++	—	—	—	—
Urtica dioica L.	—	—	+++	—	—	++

2) большие; заготовки возможны десятками тонн — 88 видов; 3) средние; заготовки возможны центнерами и десятками центнеров — 276 видов; 4) незначительные; заготовки возможны десятками и сотнями килограммов — 190 видов; 5) запасов нет, заготовки невозможны, так как растения встречаются редко и единичными экземплярами — 43 вида.

Итак, богатство видового состава дикорастущих лекарственных растений у многих видов сочетается с большими запасами сырья и высоким обилием.

Значительная часть перспективных для применения в медицине растений имеет большие запасы сырья, таковы, например, *Aristolochia clematis* L., *Asarum europaeum* L., *Asperula odorata* L., *Conium maculatum* L., *Consolida arvensis* Opiz., *Convolvulus arvensis* L., *Corydalis halleri* Willd., *Cytisus austriacus* L., *Echium vulgare* L., *Erigeron canadensis* L., *Eringium planum* L., *Filipendula hexapetela* Gilib., *F. ulmaria* Maxim., *Fritillaria* spp., *Fumaria* spp., *Galium* spp., *Genista tinctoria* L., *Hieracium pilosella* L., *Linaria vulgaris* Mill., *Nuphar luteum* Sm., *Nymphaea alba* L., *Onopordon acanthium* L., *Polygonatum multiflorum* All., *P. officinale* All., *Sedum acre* L.

Ряд дикорастущих лекарственных растений может служить заменителями импортных и отечественных дефицитных лекарственных растений и средств. Таких ви-

ТАБЛИЦА 8

Лекарственные растения пионерной растительности

Растения	Глинистые обнажения	Прирусло-вые пески	Разбитые пески второй террасы
Gnaphalium uliginosum L.	—	++	—
Helichrysum arenarium DC.	—	—	+++
Tussilago farfara L.	+++	—	—
Verbascum phlomoides L.	—	+	++

дов, по нашим подсчетам, только в долине Ворсклы насчитывается 98. Некоторые из них имеют большие запасы сырья; например: *Capsella bursa pastoris* (L.) Med. заменяет гидрастис и спорынью, *Chelidonium maius* L. — куркуму, подофиллин и папаверин, *Hypericum perforatum* L. заменяет ратанию и мирру, *Leonurus villosis* Desf. — валериану, *Plantago indica* L. и *P. lanceolata* L. — блошное семя, *Polygonum hydropiper* L. — гидрастис и спорынью, *Potentilla erecta* Hampe — ратанию, *Urtica dioica* L. — спорынью и полуторахлорное железо, *Veratrum lobelianum* Bernh. — сабадиллу, *Viola tricolor* L. — эметин, сенну и ипекакуану.

Запасы сырья дикорастущих лекарственных растений, даже многих фармакопейных и лекарственно-технических, в речных долинах используются недостаточно или даже совершенно не используются. При организации заготовок основное внимание следует уделить основным лекарственным растениям, широко применяемым в медицине и медицинской промышленности, требующимся в больших количествах. В речных долинах левобережной лесостепи Украины таких растений сравнительно много.

При правильном использовании, не истощая сырьевой базы, дикорастущие лекарственные растения речных долин левобережной лесостепи Украины можно еще долго использовать для заготовок ценного лекарственного сырья, пока в силу экономических соображений, а главное вследствие необходимости получения сырья более однородного по составу, с максимальным количеством действующих веществ, эти растения не будут постепенно введены в широкую промышленную культуру.

Украинская зональная опытная станция лекарственных растений Всесоюзного научно-исследовательского института лекарственных и ароматических растений, п/о Березоточа, Лубенский район Полтавской области.

(Получено 18 V 1961).

А. Е. Катенин

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ЭКОЛОГИИ МХА *BUXBAUMIA APHYLLA* HEDW.

Мох *Buxbaumia aphylla* Hedw. интересен своим систематическим положением, морфологическим строением, а также биологией и экологией. Оригинальный внешний облик и спорадический характер распространения его неоднократно привлекали внимание бриологов и натуралистов-любителей. Несмотря на интерес, давно проявившийся к этому виду, до сих пор не выяснены достаточно определенно условия его произрастания, приуроченность к тем или иным сообществам и не установлено, существует ли вообще такая приуроченность. Наши находки *B. aphylla* на северном пределе ее ареала (в лесотундре и тундре) могут представить интерес при разрешении этих вопросов.

Buxbaumia aphylla — представитель олиготипного рода из семейства *Buxbaumiaceae* порядка *Buxbaumiales* (Ладыженская, 1954). Большинство бриологов (Loeske, 1910; Dixon, 1924; Ладыженская, 1934, и др.), основываясь на строении перистома, ставят этот порядок рядом с порядком *Polytrichales*. Но гаметофит *B. aphylla* носит черты особой примитивности строения, несвойственные видам порядка *Polytrichales*. По облику мох настолько не похож на представителя *Bryophyta*, что его иногда относили к грибам (Anders, 1925—1927, и др.). *B. aphylla* имеет дорзивентральную, овальную (до 2—3 мм ширины) коробочку, сидящую на бородавчатой ножке и направленную косо вверх; на поверхности почвы и в ее верхнем слое расположена многолетняя хлорофиллоносная протонема (хлоронема). Гаметофит (гаплоидная фаза) представлен хлоронемой, одним зачаточным листом и антеридием — у мужской особи, или хлоро-

немой, несколькими зелеными листьями и архегонием — у женской особи. Уступая спорофиту по сложности дифференциации, гаметофит часто не обнаруживается из-за малых его размеров и кратковременности существования. От большинства зеленых мхов *B. aphylla* отличается многолетней фотосинтезирующей протонемой, сильным упрощением строения и сокращением продолжительности жизни гаметофита (особенно мужского), фотосинтезирующая роль которого сведена почти на нет; фотосинтез осуществляется хлоронемой и частично спорофитом, так как крупная зеленая коробочка имеет развитую ассимиляционную ткань. Относительно причины упрощенности строения гаметофита *B. aphylla* у бриологов единого мнения нет, поскольку она может быть результатом редукции или следствием архаичности этого мха.

Buxbaumia aphylla, являясь панбореальным циркумполярным видом, найдена в Северной Америке, Европе и Азии, а также в Новой Зеландии. В СССР она распространена от Карпат до Хабаровского края [причем на территории Вост. Сибири найдена один раз Л. В. Бардуновым (1958) на западных отрогах Баргузинского хребта] и от пос. Дудинка на севере, до Кавказских гор на юге. Встречаясь преимущественно на равнинах, она была собрана и на высоте 2040 м в Южн. Карпатах (Stefureac, 1949), а также на высоте 2800 м на Кавказе (Абрамова и Абрамов, 1949). Мох на протяжении своего ареала встречается спорадически, в небольших количествах, часто в отдаленных друг от друга местообитаниях. В Вост. Европе он растет на освещенных местах с сухими песчаными почвами и на гумусе, а в Зап. Европе и в США более часто на влажных и сильнее гумусированных почвах; реже он встречается на гнилой древесине и пнях, по берегам ручьев и на валунах. Но везде он приурочен к начинающим зарастать субстратам; в связи с этим можно упомянуть о предположении А. Л. Абрамовой и И. И. Абрамова (1949) о его слабой конкурентной способности. Обычно ему сопутствуют лишайники (род *Cladonia*), печеночники и мхи из родов *Diphyscium*, *Pogonatum*, *Dicranum*, *Polytrichum*, *Ceratodon*, *Pohlia* и др. Материалы просмотренного нами гербария и литературные данные не подтверждают предположения Штефуряка (Stefureac, 1947) об обязательной приуроченности этого мха к соснякам или сменившим их сообществам — буковым и еловым лесам и др. Помимо сосняков мох был собран: в США — в роще тсуг в Нью-Йоркском ботаническом саду и на вырубке леса (Gerritson, 1928), в буковом лесу (Baker, 1927), в канаве на поле и на злаковом лугу (Eastwood, 1936); в Германии — в буковых и еловых лесах и в верещатниках (Anders, 1925—1927); в Хибинах он собран автором и Р. Н. Шляковым в ельниках и З. Н. Смирновой — в верещатнике. На Кавказе Абрамова и Абрамов (1949) нашли его в изреженном сообществе кавказского рододендрона, на торфяном субстрате; в Румынии Штефуряк (Stefureac, 1938, 1957) дважды находил его в горных ельниках.

Нами этот мох был собран на севере Зап. Сибири в лесотундре Тазовского полуострова, в среднем течении р. Ныды, на широте Северного полярного круга в середине августа 1955 г. в кустарниково-лишайниковом лиственничном редколесье. Эти сообщества расположены на высокой речной террасе. Почва здесь песчаная подзолистая; гумусированный слой мощностью 6—7 см, влажный и рыхлый. Разреженный древостой (сомкнутость крон 0.2) образован угнетенными лиственницами (*Larix sibirica* Ldb.) 6 м высоты. Кустарники: *Betula nana* sp.—cop.$_1$, *Vaccinium uliginosum* cop.$_1$, *V. vitis idaea* sp., *Empetrum nigrum* sp., имеют покрытие 20—25%. Травянистые растения представлены *Festuca supina* Schur. В напочвенном покрове господствуют лишайники: *Cladonia alpestris* (L.) Rabh. (покрытие 30—40%), *C. rangiferina* (L.) Web. (15%), *Stereocaulon paschale* (L.) Ach. (20%) и др.; они образуют густой ковер 4—6 см толщины. Мхи — *Polytrichum strictum* Sm., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. и ряд других — приурочены к основаниям стволов и понижениям рельефа. На ровных участках, в хорошо развитом лишайниковом покрове образуются разрывы, оголяющие присыпанную хвоей и веточками почву. Здесь в небольших количествах растут *B. aphylla*, *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. и *Polytrichum juniperinum* Hedw. Экземпляры *B. aphylla* высотой 1—2 см имели зрелые коробочки.

Позже, в 1959 г., мы нашли *B. aphylla* в окрестностях г. Воркуты (расположенного в подзоне южной кустарниковой тундры; см.: В. Н. Андреев, 1954) среди сообществ зонального типа — в ерниково-моховой тундре. Древесная растительность здесь представлена группами *Salix rossica* Nas. в пойме реки и единичными экземплярами *Betula tortuosa* Ldb. — на плакорах. Сделано два описания [1] (11 и 28 августа) в сообществах одной ассоциации (ерник политрихово-зеленомошный пятнистый), расположенных в верхних частях пологих склонов увалов. Почва здесь суглинистая, влажная, глубина залегания вечной мерзлоты 62 см. Приводим список видов: *Betula nana* L. (покрытие 25%); *Salix glauca* L. и *S. phylicifolia* L. — единично; *Ledum decumbens* (Ait.) Small., *Arctous alpina* (L.) Niedenzu (покрытие двух последних видов 20%); *Carex hyperborea* Drej., *Pedicularis lapponica* L., *Festuca supina* Schur., *Rubus chamaemorus* L. — встречены в небольшом обилии. В моховом покрове мощностью до 15 см наиболее распространены: *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* (Hedw.) Br., Sch. et Gmb., *Polytrichum commune* Hedw. Для этой ассоциации характерно наличие

[1] Описания произведены Т. Т. Полозовой вместе с автором статьи.

суглинистых пятен выливания, достигающих 1.5 м в диаметре и занимающих 20—25% площади сообществ. Слегка выпуклая поверхность пятен расположена на 10—15 см ниже уровня мохового покрова и имеет твердую корку высохшего суглинка. На пятнах растут молодые экземпляры и всходы кустарничков, мхи, характерные для всего сообщества, лишайники (*Cladonia sylvatica* [L.] Hoffm., *C. coccifera* [L.] Willd., *C. rangiferina*. *Cetraria islandica* [L.] Ach.) и ряд мхов, свойственных в этих сообществах только пятнам, — *Polytrichum juniperinum*. *Pogonatum* sp., *Dicranum* sp., *Buxbaumia aphylla*. На нескольких пятнах были собраны экземпляры этого мха высотой 6—11 мм с зелеными и бурыми (зрелыми) коробочками. Произрастание *B. aphylla* на негумусированном суглинке не согласуется с предположением о сапрофитизме этого вида (Campbell, 1940).

Таким образом, *B. aphylla* найдена нами в новых, не упоминаемых в литературе сообществах — в лишайниковом лиственничном редколесье и в пятнистом моховом ернике. Хотя в СССР этот мох собран еще севернее — в окрестностях пос. Дудинки, но сведения об его местообитании отсутствуют.

В обоих случаях *B. aphylla* растет на почве — на гумусированной супеси и на бедном суглинке пятен выливания. Вместе с этим мхом растут обычные его спутники — лишайники и другие мхи. Большое количество всходов и ювенильных особей кустарничков и первичных слоевищ лишайников указывают на молодость этих участков.

Мох, несмотря на суровые условия Севера, развит нормально. Нами наблюдались одновременно зеленые и бурые коробочки, что свидетельствует о продолжительном существовании его на этом месте. Наши находки подтверждают предположение об отсутствии обязательной приуроченности *B. aphylla* к сосднякам. Общими чертами его местообитаний являются слабое затенение или отсутствие его, наличие незаросшего субстрата со слабо кислой реакцией. Приуроченность его к таким экологическим условиям можно объяснить слабым развитием хлорофиллоносной ткани у мха (она сосредоточена главным образом в хлоронеме) и расположением ее в поверхностных слоях почвы. Поэтому *B. aphylla* на протяжении своего ареала встречается во всех сообществах, где создаются подобные условия. В Вост. Европе они наиболее часто возникают в сосновых борах.

Литература

Абрамова А. Л. и И. И. Абрамов. (1949). *Buxbaumia aphylla* Hedw. на Кавказе. Бот. журн., 3. — Андреев В. Н. (1954). Растительный покров Большеземельской тундры и пути его использования и преобразования. Диссерт., Бот. инст. АН СССР, Л. — Бардунов Л. В. (1958). Новые и редкие виды во флоре мхов Средней Сибири. Изв. Сибирск. отд. АН СССР, 1. — Ладыженская К. И. (1934). Семейство *Buxbaumiaceae* Bruch et Schimp. в пределах СССР. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. II, Споровые растения. 2. — Ладыженская К. И. (1954). Порядок *Buxbaumiales*. Флора споровых растений СССР, 3, 2. — Anders H. (1925, 1927). Beobachtungen an *Buxbaumia aphylla* L., I, II. Hedwigia, LXV (1925), LXVII (1927). — Baker H. R. (1927), *Buxbaumia aphylla* near Newark Delaware. The Bryologist. 30. — Campbell D. H. (1940). The evolution of the land plants (*Embryophyta*). Standf. univ. — Dixon N. (1924). The Student's Handbook of British Mosses. — Eastwood S. K. (1936). Notes on *Buxbaumia aphylla* (L.) Hedw. The Bryologist, 39. — Gerritson W. (1928). Miscellaneous notes. The Bryologist, 31. — Loeske L. (1910). Zur Morfologie und Systematik der Laubmoose. — Stefureac T. I. (1938). Ökologische und phytosoziologische Bemerkungen ueber *Buxbaumia aphylla* L. aus den Pinus-Assoziationen in Rumänien. Bul. Facult. de Stiinte din Cernauti, XI. — Stefureac T. I. (1947). Contributiuni la cuinoasterea florei bryologice din sud-vestul Tarii. cu unele consideratiuni fitogeografice asupra asociatiei muscinale cu *Buxbaumia aphylla* L. din vegetatia palcurilor de pin. Bul. Gradinii Bot. si al Muzeului Bot. al Univ. din Cluj, XXVII. — Stefureac T. (1949). Statiuni nuoi de altitudine cu *Buxbaumia aphylla* L. din zona alpina si subalpina a Carpatilor. Bul. Stiintific Acad. Rep. Pop. Romane, I, 6. — Stefureac T. I. (1957). Aspecte din asociatia cu *Buxbaumia aphylla* L. in formatiunile de molid (*Picea excelsa* [Lam.] Link) din muntii Lotru-Paring-Carpatii meridionali. Bul. Stiintific. (ser. bot.), IX, I.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 13 III 1961).

Л. П. Красовский

СЕМЕННОЕ ВОЗОБНОВЛЕНИЕ ТРОСТНИКА В БАРАБЕ

В литературе нет ясности в отношении семенного размножения тростника (*Phragmites communis* L.) в бореальной области. Г. Шрейбер (1913 : 141), Хеги (Hegi, 1908 : 274), Клейн (Klein, 1921 : 92), В. С. Доктуровский (1922 : 66), хотя и указывают, что тростник размножается преимущественно, а кое-где исключительно. вегетативным путем, все-таки отмечают, что у него развиваются семена, созревающие в ноябре—январе. Позднейшие авторы утверждают, что у тростника семена большей частью совсем не образуются. Так, А. А. Смирепский (1950 : 10) пишет, что «чаще всего тростник не образует плодов» и в дельте р. Или «метелки тростника при неоднократной проверке оказывались бесплодными». Мнение о бесплодности тростника в условиях бореальной зоны, по-видимому, широко распространено, и в общей форме оно высказано И. Д. Богдановской-Гиенэф (1946 : 432): «Тростник в условиях бореальной области не проходит нормального цикла развития и размножается только вегетативно».

Однако в условиях Барабы, на озерах к северу от г. Куйбышева, у южной границы субарктики (см.: Кембел, 1948), в начале лета 1960 г. мы наблюдали тысячи семенных всходов тростника. С 8 июня, когда в Барабе началась быстрая вегетация, в течение нескольких дней нам чрезвычайно часто встречались прижатые к мокрому грунту метелки тростника, израставшие молодыми побегами о двух листьях зеленого и розового цвета. Число таких проростков колебалось от 2—3 до 15—20 на одну метелку. Высота от зерновки до верхнего края листа достигала 7 мм, длина корня доходила до 25 мм, разбухшая зерновка имела длину 2.5—4 мм. Особенно часто израстающие метелки встречались в многочисленных сырых полузатопленных участках сплавины на Кашином озере и на оз. Сарган. Наблюдения показали, что все метелки, лежавшие на поверхности воды или мокрого грунта, израстали побегами тростника. Метелки, целиком находившиеся над поверхностью воды или под ее поверхностью, ни в одном случае проростков не давали. Те метелки, которые наполовину были погружены в воду, а наполовину торчали из воды, имели проростки только на верхней капиллярно-увлажненной надводной части, причем граница резко обозначалась уровнем воды.

Очевидно, для прорастания семян тростника и роста его всходов необходимо сочетание постоянного избыточного увлажнения и неограниченной аэрации. Таких условий не бывает на зеркале озера, так как метелки тростника не могут долго плавать на поверхности; на третий-четвертый день они намокают и опускаются на дно водоема. В Барабе такие условия создаются на небольших мочажинах у поверхности периферических участков сплавины в период весеннего подъема уровня воды в озерах. Но в начале этого периода прорастанию препятствует холод, и массовое появление всходов имеет место лишь позднее, когда вода уже уходит, сплавина садится и поверхность ее начинает обсыхать. В 1960 г. уровень воды был выше, чем в 1959 г. и условия для прорастания были лучше. Поэтому всходов было больше и они могли жить дольше. Еще 16 июня они встречались на сплавинах, но состояние их было плохое: они не росли и частично отмирали на заметно обсыхавшем около них субстрате. В конце июня мы не могли найти ни одного живого проростка тростника на тех местах, где месяц назад было множество всходов. Однако в искусственных условиях, в кювете с водой, семенные всходы тростника росли, и пересаженные на мокрую почву дали молодые растения, которые благополучно перезимовали.

По метеорологическим условиям 1959 и 1960 гг. в Барабе ничем существенно не отличались от других лет. Поэтому наблюдавшаяся нами семенная продуктивность тростника не представляется нам случайным и редким явлением. Более значительный среднегодовой уровень воды в 1960 г. мог быть лишь причиной массового израстания семян в тростниковых метелках.

Таким образом, в условиях Барабы семенное возобновление тростника не исключено, так как плодоношение там происходит, но семенное возобновление затруднено из-за узкой амплитуды условий, необходимых для длительного роста сеянцев тростника и имеющихся лишь на немногих микроучастках в течение коротких промежутков времени.

Литература

Богдановская-Гиенэф И. Д. (1946). О происхождении флоры бореальных болот Евразии. Матер. по истории флоры и растит. СССР, II. — Доктуровский В. С. (1922). Болота и торфяники. — Кемпбел Д. Х. (1948). Ботанические ландшафты земного шара. — Смиренский А. А. (1950). Водные кормовые и защитные растения в охотничье-промысловых хозяйствах, I. — Шрейбер Г. (1913). Подстилочные луга на болотах. Болотовед., 2. — Hegi G. (1908). Illustrierte Flora von Mitteleuropa, I. — Klein L. (1921). Unsere Sumpf- und Wasserpflanzen.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт животного сырья и пушнины,
г. Киров.

(Получено 15 VI 1961).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

П. С. Виноградов и Н. А. Жукова

О ЧЕРЕДОВАНИИ ПОКОЛЕНИЙ

Введение

Чередование поколений имеет большое значение для выяснения филогенетических отношений между таксонами. Чтобы убедиться в этом, достаточно вспомнить, что связь между архегониальными и семенными растениями была установлена преимущественно на основе изучения этого явления.

Понятие о чередовании поколений у растений и связанные с ним представления о смене ядерных фаз, онтогенезе и цикле развития в последние годы подвергаются оживленному обсуждению и пересмотру. Ряд авторов (Левина, 1949, 1951; Хохлов, 1950; Голлербах, 1951; Козо-Полянский, 1951; Кострюкова, 1951; Полянский, 1958; Левин, 1959) опубликовал свои соображения по упомянутым вопросам. Общее впечатление, складывающееся в результате изучения всех этих высказываний, состоит в том, что о чередовании поколений и связанных с ним вопросах среди ботаников нет еще единого мнения, многое остается неясным и отдельные концепции, развившиеся в этой дискуссии, ведут иногда к запутыванию сути дела. Такое положение обусловливает известные трудности при преподавании ботаники и общей биологии в высшей школе, так как вопросы, о которых идет речь, занимают в этих курсах весьма заметное место.

Нам кажется, что коренное изменение привычных взглядов на чередование поколений является ненужным и лишним. Если последовательно прилагать существующие классические представления к вновь добываемым фактам, то оказывается, что они выдерживают эту проверку фактами. Однако необходимые уточнения и разграничения понятий все же будут полезными.

1. О возникновении и развитии учения о чередовании поколений и смене ядерных фаз

В разработке учения о чередовании поколений внимание исследователей первоначально было обращено на то, что в цикле развития некоторых организмов, в частности мхов и папоротников, происходит правильное чередование особей, размножающихся бесполым путем (спорами), с особями, размножающимися половым путем (гаметами). Поколение, размножающееся спорами, получило наименование спорофита, или бесполого поколения, а размножающееся гаметами — гаметофита, или полового поколения. Истоки учения о чередовании поколений в растительном мире нужно искать у Гофмейстера (Hofmeister, 1851).

Важнейшим шагом вперед в дальнейшем развитии этого учения было установление связи между чередованием полового и бесполого поколений, гаметофита и спорофита, со сменой ядерных фаз у них. Было показано, что половое поколение обладает гаплоидным набором хромосом в клетках тела, а бесполое поколение — диплоидным набором. Заслуга этого крупного открытия принадлежит Страсбургеру (Strasburger, 1894). Таким образом, внешнеморфологическое понимание явления чередования поколений было подкреплено и углублено кариологическими данными.

Для обозначения полового и бесполого поколений появились новые термины: x-генерация, или гаплоидное поколение для полового поколения и 2x-генерация, или диплоидное поколение для бесполого поколения. Между понятиями «гаметофит» и «гаплоидное поколение», а также соответственно «спорофит» и «диплоидное поколение» были поставлены знаки равенства. Так, например, в ботаническом словаре Гатена (Gatin, 1924) в определение понятий «гаметофит» и «спорофит» вводится число наборов хромосом. В 12-м издании Энглеровского силлабуса (Engler, 1954) выражения «x-генерация» и «гаплоидная генерация» приводятся как синонимы термина «гаметофит»,

причем последний считается основным. В соответствии с этим выражения «2x-генерация» и «диплоидная генерация» служат синонимами основного термина «спорофит».

Чередование поколений, первоначально наблюдавшееся только у мхов и папоротников, впоследствии в той или иной форме или степени выражения было обнаружено у многих других растений, в том числе у семенных и у низших.

2. Терминологические трудности и их устранение

Распространение понятия чередования поколений и смены ядерных фаз на циклы развития низших растений привело в некоторых случаях к трудностям и даже к конфликтам с логикой. Укажем на некоторые из них. Таллом *Fucus* диплоиден и потому его нужно рассматривать как 2x-генерацию, иначе говоря, как спорофит. Между тем эта водоросль размножается исключительно половым путем (оогамия) и поэтому термин «спорофит» в приложении к *Fucus* звучит по меньшей мере странно. У багряных водорослей (*Florideae*) одна и та же внешнеморфологическая фаза развития, в частности фаза, завершающаяся образованием карпоспор, у одних багрянок (*Polysiphonia*) оказывается диплоидной, у других (*Scinaia*) она гаплоидна (Полянский, 1958). Таким образом, карпоспорофит *Scinaia* должен считаться частью гаплоидного поколения, т. е. гаметофитом. В цикле развития *Porphyra tenera* Kjellm., исследованном Цзен Чэн-куем и Чжан Дэ-жуем, чередуются плоское листоватое растение и нитчатое растение, описывавшееся ранее как самостоятельный род *Conchocelis*. Последнее размножается исключительно спорами (конхоспорами). Однако число хромосом у этого спороносящего растения гаплоидно, оно является частью гаплоидного поколения и поэтому его называют гаметофитом, хотя гамет оно никогда не приносит.

Все трудности и логические несуразности, примеры которых приведены выше, очень легко устранимы. Для этого достаточно признать ошибочным отождествление понятий «спорофит» и «2x-поколение»; «гаметофит» и «x-поколение». Хотя эти понятия в очень большом числе случаев, в частности у всех высших растений и у многих низших и совпадают, все же им следует придать вполне самостоятельное значение и в определения спорофита и гаметофита вносить только способ размножения — у первого спорами, у второго гаметами, исключив из их признаков число наборов хромосом. В определениях диплоидного и гаплоидного поколений, наоборот, оставить число наборов хромосом и исключить способ размножения. Так иногда и делается. Например, в учебнике ботаники Л. И. Курсанова и др. (1950, т. 1) различаются ядерные фазы и чередование поколений В. И. Полянский отмечает, что «спорофит и гаметофит не могут быть однозначно охарактеризованы цитологически. Гаметофит — это фаза развития. . ., дающая гаметы. Спорофит — это фаза развития, дающая только споры. Цитологическая характеристика их конечно важна, но она в разных случаях различна» (1958 : 625). В словаре ботанических терминов Джексона в объяснения терминов «спорофит» и «гаметофит» не введено число наборов хромосом (Jackson, 1953). Однако значение такого разграничения терминов иногда потом сводится на нет. Так, в названном словаре Джексона термины «гаплоидная» и «диплоидная генерации» характеризуются не только числом хромосом, но и приравниваются к терминам «гаметофит» и «спорофит». С нашей точки зрения, гаметофит может быть гаплоидным поколением, что и наблюдается в подавляющем большинстве случаев, но иногда он бывает и диплоидным поколением. Такой диплоидный гаметофит имеется, например, у *Fucus*. Нитчатую форму *Porphyra*, размножающуюся исключительно спорами, но обладающую гаплоидным числом хромосом, нужно рассматривать как спорофит и в то же время как гаплоидное поколение.

Разграничение терминов «гаплоидное поколение» и «гаметофит», «диплоидное поколение» и «спорофит»» позволит нам внести еще одно уточнение в терминологию. Если гаплоидное поколение никогда не может быть одновременно поколением диплоидным, то особи, размножающиеся гаметами, могут в некоторых случаях в то же время приносить и споры. Среди низших это наблюдается нередко, например у *Ulothrix*. Подходя к вопросу с точки зрения эволюционной морфологии, мы в соответствии с положением о примитивности гетероморфии (Виноградов, 1947) должны считать такое сочетание полового и бесполого способа размножения у одного организма более примитивным, нежели размножение только гаметами или только спорами. Для обозначения организмов, приносящих как гаметы, так и споры, мы предлагаем термин «спорогаметофит».

Однако при вышеобоснованном разграничении терминов «половое поколение» и «гаплоидное поколение», «бесполое поколение» и «диплоидное поколение» возникают трудности другого рода. Именно в некоторых случаях одно поколение, понимаемое в кариологическом смысле, будет включать в себя несколько внешнеморфологических поколений. Примером может послужить уже упоминавшаяся *Porphyra tenera*. Может иметь место и явление обратного порядка, например у конъюгат. Это будет способствовать путанице. Чтобы избежать ее, при рассмотрении явления в кариологическом аспекте следует отказаться от термина «поколение». Вместо выражения «чередование поколений» можно говорить о «смене ядерных фаз». Вместо терминов «гаплоидное

поколение», «х-генерация», «диплоидное поколение», «2х генерация» следовало бы применять термины, введенные Сведелиусом, «гаплонт» и «диплонт» (Svedelius, 1931а, 1931б). Тогда эти трудности исчезнут.

3. Чередование поколений и онтогенез

В последние годы выявилась тенденция рассматривать совокупность спорофита и гаметофита как некоторую двойственную индивидуальность. Такая точка зрения, по-видимому, впервые была высказана Б. М. Козо-Полянским (1951); она разделяется А. Л. Тахтаджяном (1956) и проникла на страницы учебников, что было подмечено Г. Г. Левиным, который приводит следующую цитату из распространенного учебника Л. И. Курсанова и др. (1950): «. . .спорофит же и гаметофит растений представляют собой различные фазы (или этапы) онтогенеза одной особи».

Тенденцию считать совокупность спорофита и гаметофита двойственной индивидуальностью мы считаем ошибочной. Несостоятельность ее делается очевидной из рассмотрения хотя бы следующего простого примера. В типических случаях чередования поколений, например, у папоротников, развившийся из зиготы спорофит приносит споры, из которых вырастает множество экземпляров гаметофита. Нельзя же серьезно считать все эти заростки папоротника одной особью вместе с произведшим их экземпляром спорофита. В действительности, мы здесь имеем не этапы развития одной особи, а существование вида в двух или даже более формах особей, отличающихся друг от друга по крайней мере способом размножения. Мы наблюдаем явление, аналогичное половому диморфизму — диморфизм и полиморфизм цикла развития.

Отказавшись рассматривать совокупность обоих поколений — спорофита и гаметофита — в качестве одной особи, мы тем самым находим путь к решению вопроса о числе онтогенезов в цикле развития, затронутого при обсуждении проблемы чередования поколений.

Вопрос о числе онтогенезов в цикле развития был в последнее время в значительной степени запутан. Так, например, Полянский (1958) в своей очень интересной статье, говоря об изоморфном чередовании поколений, наблюдающемся у таких водорослей, как *Cladophora*, *Ulva*, *Enteromorpha* из зеленых, *Dictyota* и некоторых других из бурых, утверждает, что здесь имеют место два онтогенеза в цикле развития. Но как только Полянский переходит к обсуждению вопроса о гетероморфном чередовании поколений, свойственном бурым водорослям — *Cutleria*, *Laminaria*, *Desmarestia*, некоторым багрянкам и зеленым, он уже говорит об одном онтогенезе в цикле развития. Впрочем, он склонен согласиться в данном случае и с Козо-Полянским, различающим «большой» (или полный, общий) онтогенез и «малый» (или частный) онтогенез. Последнее нагромождение терминов еще более запутывает сущность дела.

Термин «онтогенез» предложен Баером еще в 1828 г. и обозначает индивидуальное развитие организма, начиная с зародыша (Gatin, 1924). Является ли этой начальной зародышевой клеткой спора или зигота, конечно, безразлично. Не имеет значение также, сходны или различны развивающиеся из этих зародышевых клеток растительные особи. Сколько раз повторяется в цикле развития воспроизведение организма из зародышевой клетки — зиготы или споры (безразлично в том же самом или ином новом облике), из стольких онтогенезов состоит цикл развития. Подходя к вопросу с точки зрения смены ядерных фаз, мы должны даже признать, что часть цикла развития, характеризующаяся одной и той же ядерной фазой, может состоять из нескольких онтогенезов, что наблюдается, например, в цикле развития *Porphyra*, *Uredinales* и др.

4. Что такое поколение?

Особенной критике при обсуждении проблемы чередования поколений подвергся самый термин «поколение». М. М. Голлербах и Р. Е. Левина указывают на то, что содержание, которое вкладывается в этот термин, когда говорят о чередовании поколений, никак не соответствует обычному пониманию слова «поколение». Но это возражение неправильно и с формальной точки зрения, и по существу. Формально оно неверно, потому что совершенно необязательно, чтобы смысл того или иного слова в общеразговорном языке в той или иной мере совпадал бы со значением этого слова, употребляемого в качестве научного термина. Разве термины «клетка» и «трахея» столь обычные в анатомии растений, сколько-нибудь соответствуют тому смыслу, который имеют эти слова на житейском языке? Рассматривая вопрос по существу, мы должны сказать, что разговорный смысл слова «поколение» очень близок к терминологическому. По разъяснению, даваемому в словаре русского языка (Замкова, 1959), слово «поколение» обозначает: 1) совокупность родственников одной степени родства по отношению к общему предку; 2) совокупность людей близкого возраста, живущих в одно время. Но разве не имеют экземпляры гаметофита одну степень родства по отношению к произведшему их спорофиту, разве они не связаны между собой одновременностью возникновения?

Голлербах (1951) предлагает взамен термина «чередование поколений» употреблять выражение «смена форм развития». Но оно имеет слишком широкое значение, более

широкое, чем чередование поколений. Ведь вполне возможно и такое словоупотребление: «форма развития с чередованием поколений», «форма развития без чередования поколений».

Левин (1959) предлагает для ряда водорослей (например, *Ulva*, *Cutleria*, *Laminaria*), а также для равноспоровых папоротников, плаунов и хвощей сохранить термин «чередование поколений»; по отношению же к мхам, разноспоровым плаунам и папоротникам, а также семенным этот термин отбросить и считать, что цикл развития всех только что перечисленных групп растений протекает без чередования поколений. Это предложение результирует из представления о поколении «как о совокупности особей, самостоятельных организмов, способных к питанию за счет веществ окружающей среды, росту, развитию и размножению».

По поводу этого определения можно было бы сказать, что оно слишком общо, что под него можно подвести все живое, что оно не отражает специфических особенностей поколения. Однако даже если считать это определение приемлемым, все же остается непонятным, почему Левин, основываясь на таком понимании поколения, считает, что у мхов, разноспоровых плаунов и папоротников, а также семенных не происходит чередования поколений. Разве, например, спорофиту кукушкина льна или женскому заростку селагинеллы не свойственны в той или иной мере «питание за счет веществ окружающей среды, рост, развитие и размножение»? Разве можно считать коробочку кукушкина льна, возникшую в результате развития оплодотворенной яйцеклетки и даже не сросшуюся с телом листостебельного растения, одной с ним особью? Конечно, коробочки мхов и заростки разноспоровых плаунов, а также другие недоразвитые или, наоборот, редуцированные формы поколения вплоть до гаметофита семенных растений нужно считать самостоятельными особями, как бы это ни казалось странным при непосредственном ненаучном восприятии явления. Левин (1959) пишет, что заростки селагинеллы и сальвинии нельзя рассматривать как т и п и ч н ы е поколения (разрядка наша, — *И. В.*, *Н. Ж.*). В позднейшей статье (1961 : 442) он указывает, что у мхов произошла неполная редукция бесполого поколения — спорофита. Однако, в таком случае, проводимая им грань между организмами, цикл развития которых сопровождается чередованием поколений и организмами без чередования поколений становится весьма условной.

Что же следует считать поколением во внешнеморфологическом понимании этого термина? Понятие «поколение» находится в связи с понятием «онтогенез». Из скольких онтогенезов складывается цикл развития организма, столько в нем насчитывается и поколений. Но все же понятия «онтогенез» и «поколение» не совпадают. Отношение между ними такое же как между процессом и его материальной основой. Онтогенез — это процесс. Поколение — материальная основа этого процесса. Поколение — это совокупность живых форменных образований, возникающих из клеток размножения и последовательно проходящих определенный путь развития (онтогенеза), в результате которого вновь образуются клетки размножения.

Половое поколение, или гаметофит начинается обычно спорой и продуцирует гаметы. В некоторых случаях, когда бесполое поколение отсутствует полностью (*Fucus*, конъюгаты), оно начинается зиготой. Бесполополовое поколение, или спорогаметофит, возникает подобно гаметофиту, продуцирует и гаметы, и споры. Бесполое поколение, или спорофит, начинается обычно зиготой, редко — спорой (*Porphyra*) и продуцирует материнские клетки спор.

5. О недоразвитых и редуцированных формах поколений

В наиболее полном выражении и половое, и бесполое поколения представляют совокупность особей, состоящих из вегетативного тела, ведущего самостоятельное или паразитическое существование, снабженного вегетативными и генеративными органами. В генеративных органах возникают клетки размножения (материнские клетки спор у спорофита и гаметы у гаметофита). Однако полное развитие поколения наблюдается не всегда. Так, бесполое поколение иногда оказывается недоразвитым, будучи представлено только зиготой, которая, размножаясь, приносит споры (*Ulothrix* и многие другие зеленые водоросли). Но особенно это относится к половому поколению. Во многих случаях оно представляется в той или иной степени редуцированным. Редукция может зайти очень далеко: до полного абортирования вегетативного тела или сведения его к 1—2 кратковременно существующим клеткам и до почти полного абортирования самих органов размножения. Крайней степени редукция гаметофита достигает у семенных растений, у которых женский гаметофит остается внутри семенопочки (макроспорангия), здесь же происходит оплодотворение. Конечно, потеря гаметофитом самостоятельности, полное или почти полное абортирование его вегетативного тела, сведение гаметофита к органам размножения, настолько возрастающая зависимость его от спорофита, что гаметофит становится похожим на орган спорофита — все эти изменения составляют важные этапы в регрессивной эволюции гаметофита, но они не дают нам права считать, что гаметофит перестает быть тем, чем он является по своему происхождению и по своей основной функции гаметообразования. Поскольку редуцированные формы гаметофита способны приносить гаметы, они являются образованиями

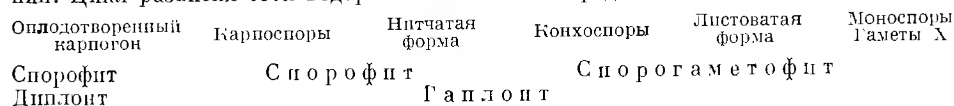
не только гомологичными, но и аналогичными по своей основной функции его развитым формам. Если бы гаметофит утратил функцию гаметообразования, тогда можно было бы говорить об его глубоком качественном изменении. Между тем процесс редукции гаметофита никогда не распространяется на сами клетки полового размножения — гаметы. Как бы далеко ни зашла редукция гаметофита, гаметы остаются всегда полноценными. Редукция полового поколения еще не означает редукции полового процесса. Коренная ошибка С. С. Хохлова (1950), намечавшего перспективы дальнейшей эволюции растительного мира, как раз в том и состоит, что он смешивает эти два понятия и полагает, что редукция гаметофита должна завершиться полной утратой полового процесса. На самом деле все обстоит не так и даже как раз наоборот. По мере редукции гаметофита, черты половой дифференциации распространяются на органы спорофита, внутри которых развивается редуцированное половое поколение, приносящее полноценные гаметы. Примером этому является организация семенных растений.

6. Обзор соотношений между типами смены ядерных фаз и чередованием поколений

Обычно различают три основных типа смены ядерных фаз: гаплонтовый, диплогаплонтовый, диплонтовый. У сумчатых и базидиальных грибов между гаплонтом и диплонтом вдвигается еще дикарионт. Считается, что при гаплонтовом и диплонтовом типах смены ядерных фаз антитетического чередования поколений не происходит. Оно имеет место лишь при диплогаплонтовом типе смены ядерных фаз. В свете развитых в этой работе взглядов взаимоотношения между чередованием поколений и сменой ядерных фаз несколько иные и поэтому ниже дается обзор этих взаимоотношений.

Гаплонтовый тип, или зиготическая смена ядерных фаз

Мейозис имеет место при первом же делении ядра зиготы. Диплоидная фаза в цикле развития организма представлена только зиготой. Морфологическое чередование поколений отсутствует вовсе или наблюдается. У конъюгат оно отсутствует совсем, так как их зигота после редукции не размножается спорами, а прорастает, образуя различное число проростков. У *Ulothrix* и многих других зеленых водорослей чередование поколений имеется, однако хорошо выраженным у этих организмов оказывается только спорогаметофит, а спорофит находится в зачаточном состоянии, будучи представлен только зиготой, которая после редукционного деления образует споры (зооспоры). У *Porphyra tenera* наблюдается выраженное чередование поколений. Цикл развития этой водоросли может быть представлен следующей схемой.



Диплогаплонтовый тип, или промежуточная смена ядерных фаз

Мейозис имеет место на отрезке цикла развития, промежуточном между зиготой и образованием гамет. Чередование поколений всегда наблюдается. Мы полагаем, что у покрытосеменных, как и у остальных высших растений, наблюдается диплогаплонтовый тип смены ядерных фаз, поскольку у них мейозис происходит не непосредственно при образовании гамет, а при образовании микро- и мегаспор. Микро- и мегаспоры проходят некоторый небольшой путь онтогенеза, приводящий к образованию гамет. Как бы ни был краток этот путь индивидуального развития, протекающий внутри оболочек спорических клеток, как бы ни незначительны были морфологические образования, возникающие в его результате, все же они размножаются самостоятельно, принося полноценные гаметы, и являются, следовательно, половым поколением, гаметофитом, хотя и редуцированным до самой крайней степени. В женском гаметофите (зародышевом мешке) покрытосеменных, возможно, полностью утрачивается вегетативное тело заростка, но тем не менее окружающие зародышевый мешок ткани материнского спорофита следует считать только средой по отношению к нему. Большое недоумение вызывает то обстоятельство, что в последнем издании энглеровского силлабуса покрытосеменные отнесены к диплонтовому типу смены ядерных фаз (Engler, 1954).

Диплонтовый тип, или гаметическая смена ядерных фаз

Мейозис имеет место при образовании гамет. Гаплоидная ядерная фаза в цикле развития представлена только гаметами. Чередование поколений отсутствует (*Fucus*).

Разграничивая смену ядерных фаз от чередования поколений, мы должны подчеркнуть, что первая обладает большим значением. Смена ядерных фаз — явление

необходимо присущее всем организмам, обладающим половым процессом. При смене ядерных фаз всегда неизбежно имеются налицо оба члена цикла развития: диплонт и гаплонт, хотя первый в некоторых случаях может быть представлен только зиготой а второй — только гаметами. При этом членов цикла развития только два: диплонт и гаплонт, и лишь у сумчатых и базидиальных грибов между ними вклинивается еще третий член — дикарионт. Чередование поколений имеет более частный характер, так как существуют организмы, размножающиеся только одним способом. Формы бесполого размножения у грибов и водорослей могут быть довольно разнообразными, в связи с чем возрастает разнообразие и типов спорофита. Число членов цикла развития вследствие этого увеличивается.

Мы вполне согласны со взглядами Сведелиуса (Svedelius, 1931a, 1931б) и Вурмбаха (Wurmbach, 1935), подчеркивающими бóльшую важность кариологического аспекта проблемы сравнительно с внешнеморфологическим.

Краткие выводы

Все вышеизложенное может быть резюмировано в виде следующих кратких положений.

1. Чередование поколений и комплекс связанных с ним вопросов могут быть правильно поняты на основе классических представлений с некоторым уточнением отдельных терминов.
2. Понятие «гаметофит (половое поколение)» и «гаплоидное поколение (x-генерация)», а также «спорофит (бесполое поколение)» и «диплоидное поколение (2x-генерация)» следует считать не тождественными, а самостоятельными.
3. При рассмотрении вопроса в кариологическом аспекте во избежание путаницы лучше всего вовсе отказаться от термина «поколение» и вместо слов «чередование поколений» употреблять выражение «смена ядерных фаз»; вместо «гаплоидное поколение» говорить «гаплонт»; вместо «диплоидное поколение» говорить «диплонт».
4. Положение, что совокупность спорофита и гаметофита представляет двойственную индивидуальность, ошибочно.
5. Сколько раз в цикле развития происходит воспроизведение организма (хотя бы и в разных обликах) из зародышевых клеток, из стольких онтогенезов состоит цикл развития.
6. Из скольких онтогенезов складывается цикл развития, столько в нем насчитывается и поколений. Поколение — это совокупность живых форменных образований, возникающих из клеток размножения и последовательно проходящих определенный путь развития (онтогенеза), в результате которого вновь образуются клетки размножения.
7. Термином «поколение» следует обозначать также недоразвитые и редуцированные его формы. Таким образом, у разноспоровых папоротникообразных и у семенных нужно различать гаметофит и спорофит.
8. «Смена ядерных фаз» — понятие более широкое и общее, нежели «чередование поколений». У высших растений смена ядерных фаз совпадает с чередованием поколений, но у низших растений такое совпадение не всегда имеет место.

Литература

Виноградов И. С. (1947). Новый принцип систематики покрытосеменных. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биолог, 3, 5. — Голлербах М. М. (1951). О некоторых принципиальных вопросах в понимании циклов развития у водорослей. Тез. докл. делегатск. совещ. Всес. бот. общ., 4. — Замкова В. В. (1959). Поколение. Словарь русск. языка, 3. — Козо-Полянский Б. М. (1951). Современное состояние проблемы чередования поколений у высших растений. Тез. докл. делегатск. совещ. Всес. бот. общ., 4. — Кострюкова К. Ю. (1951). К биологическому пониманию полового поколения у покрытосеменных растений. Тез. докл. делегатск. совещ. Всес. бот. общ., 4. — Курсанов Л. И. и др. (1950). Ботаника, I. — Левин Г. Г. (1959). Чередование поколений, цикл развития и онтогенез растений, Бот. журн., 7. — Левин Г. Г. (1961). Проблема индивидуальности у растений. Бот. журн., 3. — Левина Р. Е. (1949). К пониманию смены поколений высших растений в свете теории стадийного развития. Журн. общ. биолог., 10. — Левина Р. Е. (1951). Смена поколений в группе *Pteridoanthophyta* в свете теории стадийного развития. Тез. докл. делегатск. совещ. Всес. бот. общ., 4. — Полянский В. И. (1958). Жизненный цикл, смена форм развития и чередование ядерных фаз (в связи с некоторыми особенностями этих процессов у водорослей). Бот. журн., 5. — Тахтаджян А. Л. (1956). Высшие растения. От псилофитовых до хвойных. — Хохлов С. С. (1950). Перспективы эволюции высших растений. Уч. зап. Саратовск. гос. пед. инст., 11. — Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien (1954). 1. — Gatin C.-L. (1924). Dictionnaire aide-memoire de botanique. — Hofmeister W. F. B. (1851). Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung

und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Coniferen. — Jackson B. D. (1953). A glossary of botanic terms. — Strasburger E. (1894). Über periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungagangs der Organismen. Biol. Zentralbl., 14. — Svedelius N. (1931a). Nuclear Phases and Alternation in the *Rhodophyceae*. Beih. Bot. Zentralbl., 48, 1. — Svedelius N. (1931б), Nuclear Phases and Alternation in Algae. *Phaeophyceae*. Beih. Bot. Zentrbl., 48, 1. — Wurmbach H. (1935). Vorschläge zu einer notwendigen Vereinheitlichung der Nomenklatur der Fortpflanzung. Biol. Zentralbl., 55.

Северо-Осетинский государственный педагогический институт, г. Орджоникидзе и Кабардино-Балкарский государственный университет, г. Нальчик.

(Получено 27 VII 1961).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

В. Н. Ворошилов. Ритм развития у растений. Изд. АН СССР, М., 1960, 136 стр.

Книга В. Н. Ворошилова привлечет многих читателей, так как в ней обсуждаются важнейшие биологические вопросы — последовательность процессов, протекающих в организме, их темп, и ритм, влияние внешней среды на изменчивость, эволюция жизненных форм и др.

Автор выступает с рядом смелых утверждений, но ни один из поднятых вопросов не освещает на основе анализа литературы, не раскрывает их сложности. Книга написана в виде постулатов; однако с целым рядом утверждений автора нельзя согласиться.

Из введения мы узнаем, что автор ставит очень большую задачу: «Наметить общие этапы развития растений на протяжении онтогенеза, выявить некоторые закономерности изменчивости ритма развития у растений в связи с процессами эволюции растительного мира» (стр. 3).

Обсуждая причины глубины приспособления растений к определенной экологической обстановке, автор ссылается лишь на М. В. Культиасова (1953 г.), который ставит глубину приспособления в зависимость от предшествующей истории развития организмов (стр. 4). Известно, что этот вопрос был поставлен еще Ч. Дарвиным, а в связи с интродукцией растений — И. В. Мичуриным. Следовало бы сослаться также на работы П. А. Баранова и Н. А. Аврорина. Признавая справедливость сказанного М. В. Культиасовым автор замечает, что «быстрота *привыкания* (курсив везде мой,— *В. В.*) к новым условиям у разных растений может быть неодинаковой. Сейчас мы не знаем сколько требуется времени для того, чтобы наследственная основа растения пришла в *полное* соответствие с измененными условиями существования» (стр. 5). Автор, очевидно, не признает роли отбора и относительности приспособлений. Хотя он останавливается на экологическом консерватизме растений, тем не менее считает, что в результате «привыкания» возможно возникновение *полного* соответствия между организмом и условиями его существования.

Для развития в нашей стране экологии много было сделано Б. А. Келлером; поэтому вызывает недоумение, почему автор не остановился на анализе его работ, в которых, в частности, отмечалась невозможность полного соответствия между организмом и средой.

В главе I, обсуждая специфику развития растения, автор совершенно произвольно считает, что «все последующие побеги питаются *гетеротрофно* за счет побегов, из которых они возникли» (стр. 10). Пренебрегая мнением В. Л. Комарова, А. Л. Тахтаджяна, М. Х. Чайлахяна и других ученых, писавших *о* ***целостности*** *растительного организма* (именно этой проблеме был посвящен доклад А. Л. Курсанова на последнем Международном ботаническом конгрессе), автор предлагает рассматривать растение «как организм, в котором колониальная и индивидуальная природа находится в единстве, и где индивидуальными телами. . . . следует считать побеги в самом узком смысле» (стр. 11).

В конце этой главы узнаем, что «листья покрытосеменных вырастают под приостановившейся в росте боковой точкой роста и первоначально могли играть роль защитного органа. . . .». Известно, что и в филогенезе, и в онтогенезе листья возникают раньше пазушных почек. Пути возникновения листьев обсуждаются в мировой литературе, но насколько я знаю, точка зрения автора является новой и поэтому особенно нуждается в доказательствах, которых однако в его книге нет.

В главе 3 автор слишком смело утверждает, что псилофиты обладали мощно развитым спорофитом (стр. 15). Нельзя согласиться также с тем, что корень семенных растений «гомологичен стопе (!?) спорогона у мхов» (стр. 15), так как мохообразные не являются предками семенных растений, у других же групп высших растений нет спорогона. Трудно согласиться и с тем, что «фазы покоя исторически значительно моложе общих этапов развития. Из фаз покоя наиболее распространенной и самой

древней является фаза образования семян» (стр. 18—19). Непонятно, почему покоящиеся споры низших растений автор не признает древней фазой. Жаль, что автор не обсуждает вопрос об образовании покоящихся почек в период благоприятных внешних условий в связи с недостатком в растениях нуклеиновых кислот.

Неясно — чем, по мнению автора, принципиально отличаются понятия «этап» и «фаза».

В. Н. Ворошилов противоречит себе, говоря, что придаточные корни напоминают разнокачественные побеги (стр. 25). Разнокачественными он называет побеги, отличающиеся от тех, на которых они появились (стр. 23), придаточные же корни появляются не на корнях. Автор считает, что придаточные корни недолговечны, а система главного корня живет до конца жизни всего организма (стр. 25). На это можно возразить, что у тропических растений бывают чрезвычайно долголетние придаточные корни, а у многих многолетних трав главный корень отмирает значительно раньше всего организма. Последнее показали работы Г. Н. Высоцкого, Е. П. Коровина, О. Н. Радкевич и других по изучению партикуляции.

Спорным является утверждение автора о том, что «более примитивные формы менее способны к образованию придаточных корней, чем прогрессивные» (стр. 25). Во-первых, надо было разъяснить, что это утверждение относится только к семенным растениям, во-вторых, нельзя было для доказательства такого важного положения привести всего один пример с видами рода *Salix*. Надо иметь в виду, что многие покрытосеменные имеют зачатки придаточных корней, которые можно обнаружить лишь анатомическим исследованием.

Заканчивая главу о ветвлении, автор неожиданно пишет: «Такие образования, как вторичный эндосперм у покрытосеменных *или* (?) протонема у мхов, близки к новообразованиям. . .» (стр. 28). Это рассуждение, никакого отношения не имеющее к данной главе, даже не выделено красной строкой.

Автор прав, выделяя в пределах каждой фазы онтогенеза три периода (глава 6) Но жаль, что при этом он не использовал цитохимической и анатомической литературы. По всей вероятности, в первый период происходит накопление нуклеиновых кислот в конусе нарастания, а во второй — его разрастание и заложение органов.

Автор на протяжении всей книги обсуждает различные стороны жизни растений на основании морфологических признаков; и не надо было ему на трех страницах пытаться излагать современные представления о роли гормонов в жизни растений.

Обсуждая вопрос о переходе растения в новую фазу (глава 8), автор пишет: «Логичнее допустить, что для перехода укороченного стебля к интенсивному росту необходима физиологическая готовность того органа или тех органов, и з к о т о р ы х э т о т о р г а н возникает. Такими органами в данном случае будут почечные чешуи. . .» (стр. 37). Я думаю, что только небрежность позволила автору написать, что стебель может возникать из почечных чешуй, которые, как правило, представляют мертвые органы.

Очень упрощенно и мало убедительно автор трактует о свойстве ритмичности. Он не затрагивает при этом ни роли отбора, ни значения ширины амплитуды модификационной изменчивости организмов; неверно и неудачно сопоставляет он ритмичность развития растений с рефлексами животных (стр. 62).

Автору кажется более вероятной версия г а м е т о ф и т н о г о (!?) происхождения эндосперма покрытосеменных растений (стр. 71). Для обсуждения вопроса о происхождении эндосперма покрытосеменных надо было остановиться на работах Е. А. Герасимовой-Навашиной, которая разработала новую и очень интересную гипотезу о сущности двойного оплодотворения, в результате которого, как известно, возникает эндосперм.

«Исходной жизненной формой семенных растений» автор считает «влажно-тропический древовидный тип» (стр. 81) (наверное, надо понимать — древовидные формы влажно-тропического леса). По мнению автора, эти формы л е г к о превращались в травы, поскольку их ствол не играл роли занасающего органа. Однако он не назвал ни одного травянистого представителя из голосеменных растений и не раскрыл процесса этого «легкого» превращения деревьев в травы.

Корневища у растений, по мнению автора, возникают при *срастании* луковиц (стр. 85). Между тем корневищные растения, очевидно, значительно более древние, чем луковичные. Корневища есть уже у папоротников и других несеменных растений. Кроме того, совершенно невозможно представить себе, даже если допустить механистический подход автора, как происходит срастание луковиц и возникает корневище.

Трактуя очень важный вопрос об эволюции жизненных форм, автор демонстрирует происхождение одной жизненной формы от другой на совершенно не родственных видах растений (стр. 84). Между тем происхождение одной жизненной формы от другой будет доказано только в том случае, если, например, выяснится, что определенный вид луковичного растения является непосредственным предком вида корневищного.

Автор считает, что эфемероиды «дали огромное разнообразие розеточных форм, цветущих весной и летом» (стр. 119). При этом он считает наличие сросшихся черешков семядолей достаточным, чтобы сделать заключение об эфемероидном происхождении того или иного вида (стр. 119). Но нужно было показать, что срастание

черешков является действительно важным экологическим признаком только у эфемероидов.

Автор прав, что знание ритма развития необходимо при классификации жизненных форм, при изучении истории флоры и вопросов филогении.

В рецензируемой работе приводятся интересные факты и положения, но они сильно затенены неясными формулировками, местами нелогичностью изложения и явными ошибками, поэтому читателю надо относиться к излагаемому материалу критически.

Ленинградский государственный университет им. А. А. Жданова.

В. К. Василевская.

(Получено 15 VI 1961).

Г. М. Зозулин. П о д з е м н ы е ч а с т и о с н о в н ы х в и д о в т р а в я н и с т ы х р а с т е н и й и а с с о ц и а ц и й п л а к о р о в С р е д н е-Р у с с к о й л е с о с т е п и в с в я з и с в о п р о с а м и ф о р м и р о в а н и я р а с т и т е л ь н о г о п о к р о в а. Тр. Центр.-Черноземн. гос. заповедн. им. проф. В. В. Алехина, вып. V, Курск. 1959; 3—314.

Рассматриваемая работа, основанная на материалах, собиравшихся в течение многих лет в основном на Стрелецком участке Центрально-Черноземного государственного заповедника им. В. В. Алехина, представляет монографию, содержание которой значительно шире, чем ее заголовок.

Прежде всего автор, резюмируя свои взгляды на характер и историю растительности центральной части средней полосы Лесостепи европейской части СССР, утверждает, что широколиственные леса являются здесь древними образованиями, некогда занимавшими обширные пространства; он считает, что эти леса представляют продукт последовательно налегавших друг на друга трех исторических свит — березняковой, боровой и неморальной; в настоящее время они являются здесь наиболее отвечающим среде растительным типом и после прекращения активного вмешательства человека завоевывают у травянистой растительности пространство на водоразделах. Таким образом, по автору, наступление леса имеет характер демутации. Одноярусные же дубравы являются большей частью обедненной антропогенной формой сложных широколиственных лесов. Зональным, сопровождающим леса, типом травянистой растительности лесостепи являются луга, группировки которых сформированы в основном видами луговой исторической свиты, и которые впоследствии подвергались остепнению (главным образом под воздействием антропогенного фактора) благодаря внедрению степных видов ковыльниковой исторической свиты. Луговые степи, по автору, вторичны, нестойки, в большой степени антропогенного происхождения и потому их нельзя считать естественным зональным явлением. Современные их границы с лесами здесь не естественны и вообще, как считает Зозулин, в европейской лесостепи естественный переходный тип лесостепной растительности не сохранился, а имеются лишь комбинации леса и луга, леса и «степи». Травянистые пространства лесостепи представляют арену конкуренции крайних форпостов растительности — южного форпоста гумидных стран (группировки луговой исторической свиты) и северного форпоста аридных стран (группировки ковыльниковой свиты).

Таким образом, автор, во-первых, подчеркивает огромную роль антропогенного фактора в формировании современного растительного покрова, и, во-вторых, отрицает первичность луговых степей и даже самое слово «степь» по отношению к исследованному району берет в кавычки. Если с первым утверждением можно согласиться более или менее безоговорочно, то второе, к тому же выраженное в столь категорической форме, может встретить серьезные возражения (см., например, работу Г. И. Дохман в вып. VI того же издания) и требует дополнительной аргументации.

Следующий раздел монографии посвящен рассмотрению жизненных форм растений; на нем мы можем не останавливаться, так как содержание его подробно изложено в специальной статье автора (Ботанический журнал, т. XLVI, 1, 1961). Укажем лишь, что по мнению Зозулина, основным в преобразовании жизненных форм является развитие приспособлений для удержания за растительной особью площади обитания. Поэтому в первую очередь должна учитываться возможность восстановления особи при уничтожении ее надземной части, затем — характер переживания растением неблагоприятных периодов года, выраженный в долговечности надземных органов, способы вегетативного размножения и разрастания. Учитывая, что у травянистых растений умеренных широт многолетними остаются лишь подземные органы, определяющие возможность сохранения площади за растением, автор обращает на последние особое внимание.

Следует отметить, что Зозулин, подчеркивая в своей работе необходимость использования при построении системы жизненных форм только одного признака и критикуя многих авторов систем за то, что в основу последних положено несколько признаков, сам практически не выдерживает этого принципа; в пределах групп жизненных форм он выделяет формы на основании характера и даже глубины проникновения корневой системы, листопадности и вечнозелености и т. д. Это совершенно естественно так как приспособление разных растений к окружающей среде шло по разным направлениям и проявилось морфологически в различной форме — в долговечности, метаморфозах, в строении, размерах и расположении подземных и надземных органов и т. д., что связано и с наследственной основой растений.

Далее автор приводит описание подземных органов 139 видов травянистых растений Стрелецкой степи. Эти описания, снабженные 147 схематизированными зарисовками, сделанными в результате применения траншейного метода и метода горизонтальной раскопки, расположены по соответствующим группам жизненных форм и хорошо аргументируют предлагаемую автором систему последних, а также имеют самостоятельную познавательную ценность.

На основании всего изложенного материала намечены пути эволюции жизненных форм, основными факторами которой являются экологические и ценотические условия, причем, в отличие от идущего путем дивергенции видообразования, жизненные формы возникают в результате конвергенции растений, принадлежащих к различным систематическим единицам. Наиболее древними автор справедливо считает реддитивные растения, т. е. многолетники, не возобновляющиеся при уничтожении надземной части и уступающие тогда место другим растениям. От них произошли рестативные, от последних — ирруптивные и вагативные растения. Удачно показано, как идет эволюция жизненных форм в пределах каждого типа, подтипа и группы.

Далее автор рассматривает основные растительные ассоциации плакоров изучаемого района лесостепи, которую он считает областью миграционной флоры и, в связи с этим, учитывает, как уже сказано, принадлежность основных доминирующих эдификаторов фитоценозов лесостепи к различным историческим свитам. Автор придерживается таких ценогенетических единиц:

1. Ценогенетический тип — определяется по исторической принадлежности основных видов и прежде всего эдификаторов, обусловливающих строй сообщества и наиболее полно отвечающих комплексу условий окружающей среды (в лесу — это обязательно эдификаторы древесного яруса, в травянистых фитоценозах, — разумеется, доминирующие травы).

2. Подтип — характеризует основные структурные черты, определяющиеся отдельными видами или набором видов той или иной исторической свиты.

3. Ассоциация — выделяется по доминантным видам травянистого яруса. Если эти доминанты принадлежат к одной исторической свите, то ассоциации можно объединить в ряд.

Автор подчеркивает значение ключевых ассоциаций — монодоминантных в пределах каждого яруса, являющихся стойкими звеньями процесса непрерывного изменения сообществ, отражающими определенные этапы перехода количества в новое качество. Ассоциации, полидоминантные в пределах отдельных ярусов, Зозулин считает промежуточными звеньями, отражающими менее значительные, количественные изменения, еще не приведшие сообщество к новому качественному состоянию.

В итоге на лесостепных плато автор насчитывает такие ценогенетические типы, подтипы и ряды ассоциаций:

I. Неморальный тип.

1. Неморальный подтип.

а) Неморальный ряд ассоциаций (ясменниковая, медуницевая, пушистоосоковая, звездчатковая).

б) Березняковый ряд ассоциаций (снытевая).

2. Дубравный подтип.

а) Неморальный ряд ассоциаций (ландышевая, горноосоковая).

б) Березняковый ряд ассоциаций (снытевая, коротконожковая).

в) Боровой ряд ассоциаций (вейниковая, орляковая).

г) Бореально-ивняковый ряд ассоциаций (гравилатовая).

д) Сорняковые и т. д. (крапивная, мятликовая).

II. Луговой тип.

1. Остепненный подтип.

а) Луговой ряд ассоциаций (трясунковая, пахучеколосковая, узколистномятликовая и др.).

б) Березняковый ряд ассоциаций (виковая).

в) Боровой ряд ассоциаций (наземновейниковая).

III. Ковыльниково-луговой тип.

1) Остепненный подтип.

а) Ковыльниковый ряд ассоциаций (прямокостровая, разнотравно-перистоковыльная, разнотравно-узколистноковыльная, типчаковая, сизопырейная).

IV. Ковыльниковый тип.

1) Луговостепной подтип.

а) Ковыльниковый ряд ассоциаций (тырсовая, перистоковыльная, узколистноковыльная, лессингоковыльная, типчаковая, тонконоговая, шалфейная).

При этом Зозулин считает, что травянистая растительность плакоров центральной части лесостепи относится в основном к луговому ценогенетическому типу (и лишь в южных районах — частично к ковыльниковому). В большинстве же ассоциаций, эдификаторный вид которых относится к ковыльниковой исторической свите, субдоминаты и константы принадлежат к луговой свите; поэтому выделяется распространенный смешанный ковыльниково-луговой тип («остепненные луга»).

Специальное изучение подземной части основных ассоциаций лесостепи подтвердило, что основная масса подземных органов растений сосредоточена в слое почвы 0—20 см; в лесных ассоциациях здесь расположено свыше 60%, а в степных — 76—80% всех корней, причем убывание подземной массы с глубиной в травяных сообществах, в отличие от лесных, более или менее равномерно. Подтверждается также тесная обратная зависимость между степенью насыщенности почвы лесных фитоценозов мелкими корнями деревьев и кустарников и доминированием того или иного вида травянистых растений. Интересно, что в монодоминантных (в пределах отдельных ярусов) ассоциациях корневища редко углубляются более чем на 5 см. При изменении условий существования такие ассоциации превращаются в полидоминантные в пределах тех или иных ярусов. При этом корневищный слой углубляется, причем корневища или горизонтальные корни наступающих видов проходят под корневищным слоем доминанта исходной ассоциации, а отходящие от них ортотропные побеги пробиваются сквозь этот слой наружу, и, таким образом, борьба за место переносится на поверхность почвы.

Мы не имеем возможности более подробно изложить содержание интереснейшей работы Зозулина, богатой фактическим материалом и еще больше — умозаключениями. Как уже отмечено выше, не все выводы автора достаточно прочно аргументированы, в частности, выводы о современной и древней границах лесостепи, о взаимоотношениях луговых и степных фитоценозов, о позиции луговых степей и вообще степной растительности в лесостепи и другие. Тем не менее, оригинальность и свежесть работы заставляют читателя с неослабным вниманием следить за развитием идей автора и критически пересмотреть ставшие привычными положения.

Крымский государственный педагогический институт им. М. В. Фрунзе, г. Симферополь.

М. С. Шалыт.

(Получено 10 IV 1961).

ТОМ 47 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1962, № 1

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

ЭДМОН БУАССЬЕ

К 150-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ И 75-ЛЕТИЮ СО ДНЯ СМЕРТИ (1810—1885)

«. . . Ce n'est pas seulement le botaniste eminent que j'admire en lui, mais l'homme, le caractère auquel j'ai voué un respect melé d'amour. . .»
«. . . On peu dire de Boissier, qu'il était né botaniste. . .»

Christ, 1886—1888 [1]

В 1960 году 25 мая исполнилось 150 лет со дня рождения, а 25 сентября — 75 лет со дня смерти выдающегося систематика-флориста и ботаника-географа Пьера Эдмона Буассье, автора «Flora orientalis». Этот «labor improbus» (титанический труд), содержащий 11 081 описание видов флоры Востока до сих пор живет и украшает книжные полки ботанических библиотек, вероятно, всех стран мира. И не одна рука специалиста не только по флоре Востока, но и по другим флорам, еще и поныне протягивается к этим полкам, на которых стоят пять томов «Flora orientalis» и ее «Supplementum».

В конце XVII в., после окончательной отмены Нантского эдикта, лучшие сыны Франции покинули родину. В числе эмигрантов были и предки рода Буассье, которые направили свои стопы в свободную Швейцарию и поселились в предместьях Женевы. Здесь в республиканской стране, в годы, когда французская империя превратилась в военную диктатуру, когда Наполеон Бонапарт оттолкнул от себя ту часть французской интеллигенции, которая еще сохранила любовь к свободе, а в Испании защитники независимости боролись с Иосифом Бонапартом, — в семье французских потомственных эмигрантов появился младенец. Родился будущий ученый, француз по крови, швейцарец по происхождению, которому суждено было стать одним из первых исследователей Испании и стран Востока.

Детские годы Эдмона Буассье протекали в обстановке, которая способствовала развитию в нем приветливого, жизнерадостного характера и пытливого ума. Его воспитатель Луи Валетт развил в нем вкус к труду и способность терпеливо добиваться намеченной цели.

Семья Буассье жила в Женеве довольно обособленно. О детских и юношеских годах Буассье многое говорят трогательные строки воспоминаний его внука и тезки, Э. Буассье младшего. Из писем матери Буассье мы узнали, что, будучи трехлетним, ребенком, он поражал окружающих своим интересом к природе — к насекомым, птицам и особенно цветам. «Разговор моего сына» — сообщает в одном из писем его мать, — «никогда не бывает несерьезным, несмотря на его три года. Он не пропустит ни одного цветка, не узнав его названия. Я ему их называю, когда я сама знаю, и несколько раз бывало что я говорила ему около дюжины названий растений, а на другой день он безошибочно повторял все их имена». С годами эта страсть к растениям все возрастала и усиливала его симпатию ко всему живому — природе, человеку и особенно детям. Увлечение природой вызвало любовь к неизвестному, к поискам, к путешествиям. В раннем возрасте на Буассье оказали влияние три лица — его мать — энергичная, никогда не устававшая от бесконечных дел женщина, любящая науку и искусство, и сама прекрасная музыкантша; она стремилась дать гаромоничное всестороннее развитие детям. Она ради этого совершала с ними путешествия, ездила в Италию, возила их в Париж, чтобы там дети ее могли встречаться с видными деятелями науки и искусства.

[1] «. . . Это был не только превосходный ботаник, которым я восхищаюсь, но человек, личности которого я приношу почтение и любовь. . .» «. . .О Буассье можно сказать, что он родился ботаником. . .».

Вторым человеком, сыгравшим немалую роль в воспитании Э. Буассье, был его дед со стороны матери, известный женевский врач и страстный любитель ботаники.[1] Он безусловно вдохновлял своей любовью к природе ботанические интересы маленького Эдмона; во время их регулярных прогулок по горам в окрестностях Женевы старик то и дело умилялся, когда малыш произносил правильные латинские названия растений. Дед был и оставался до конца своих дней верным другом Эдмона. С ним всегда Буассье переписывался и делился впечатлениями о своих экскурсиях и поездках по разным странам.

Под наблюдением третьего своего друга и воспитателя, Луи Валетта, Буассье изучал древние и иностранные языки.

Щедро одаренный от природы, уже школьником Буассье проявил недетскую страсть собирать растения. Он неустанно гербаризировал и считал это занятие для себя лучшим времяпрепровождением. Его восхищали длинные экскурсии. Первое путешествие в Приморские Альпы привело его в восторг, он проходил в одиночку по 60—70 км между Ниццей и Тандомом, неутомимо выкапывая бесчисленные образцы растений. Второе путешествие его было совершено в семейном кругу в Италию. Здесь он собирал моллюски, но в общем они привлекали его меньше, чем занятия ботаникой. В юноше уже обнаруживался талант систематика, который начал расцветать под руководством замечательного ученого и несравненного педагога Огюста Пирама Декандолля.



Пьер Эдмон Буассье.[2]

На общее развитие Буассье повлияла и дружба его со старшей сестрой, которая разделяла с ним страсть к путешествиям и собиранию растений. Обладая незаурядным литературным талантом она прославилась своей книгой: «A travers de L'Espagne» и, будучи сокровенным другом Эдмона, стимулировала развитие его литературного дара. О том, как легко и свободно Буассье владел пером и как увлекательно описывал он свои приключения, свидетельствует его книга «Путешествие на юг Испании».

Закончив учение в Женеве, Буассье отправляется в Париж, где начинает свой славный путь ученого. В Париже в это время ботанику возглавлял Альфонс Декандолль. Встреча с крупнейшим ученым своего времени, а также знакомство с Филиппом Веббом, снискавшим известность благодаря своему труду «Растительность Канарских островов», сыграли огромную роль в жизни молодого Буассье. Увидев и оценив природные способности и любовь к систематике молодого ученого, Вебб и Декандолль решают, что хорошо было бы поручить Эдмону основательно изучить флору Испании, страны, где оставалось еще много неизведанных мест. Для начала Вебб предоставил Буассье бо́льшую часть своего испанского гербарного материала для обработки, а Декандолль вдохновил его на поездку в наименее изученную южную часть Испании. С этих пор начинается повседневная систематическая работа над коллекцией Вебба и одновременно подготовка для испанского путешествия. Путешествие должно было начаться в 1836 г., но из-за смерти матери Буассье оно было перенесено на 1837 г.

Подобное путешествие, т. е. частная экспедиция в середине XIX в. всполошила ученый мир. Путешествие это повлияло не только на формирование Буассье как ученого, но особое значение имело и для самой Испании. Предпринятое изучение швейцарским ученым этой интереснейшей страны было столь значительным, что в 1937 г. было устроено юбилейное заседание, посвященное 100-летию этой памятной даты — году первой поездки Буассье на юг Испании. Инициатива празднования в международном масштабе принадлежала благодарным испанским ученым. Однако политическая си-

[1] Pierre Butini-Bardin.

[2] Nous avons reçu cette photographie d'un portrait de Boissier sur émail par le peintre Ch. Clardon, du Conservatoire et Jardin Botanique de Geneve. Nous somme très reconaissants à M. Baehni, directeur, et à M. Bocquet que nous l'a envoyée.

туация 1937 г. не дала возможности осуществить испанцам этот проект, и юбилейное заседание, в котором приняли участие виднейшие ботаники различных стран и близкие Буассье, было устроено в Женеве.

В конце 30-х годов прошлого века в Испании было особенно беспокойное время. Страну раздирали карлистские войны, испанский народ воинственно сопротивлялся вторгавшимся на их землю иностранцам. Естественно, что путешествие в такую страну было чревато опастностями и неожиданными приключениями. Однако это не останавливает Буассье. Туда, где жил один из самых любимых его писателей, — Сервантес, где еще не так давно сомкнулись веки непревзойденного Гойи, — туда спешит полный энтузиазма отважный молодой ученый.

В марте 1837 г. в сопровождении своего слуги швейцарца Равея Буассье выезжает в Испанию. С первых же шагов страна поразила его и разнообразием своего колорита, и дикой красотой природы, и своим народом. Она становится его обетованной землей. Испания, как выразился Христ (1888 г.), сделалась его «Первой любовью». Но любовь эта была до некоторой степени фатальна: в Гранаде после возвращения из Танжера от злокачественной лихорадки умерла жена Буассье, его верная спутница и неутомимая помощница. «Если Буассье был ценим и любим испанцами, — пишет Фернан Шода,[1] — то и он любил также эту страну, быть может, с такой силой, как обычно любят землю, когда она нам нанесла наиболее острую боль».

В Испанию Буассье ездил 9 раз; в последний раз он был там вместе с сопровождавшим его сыном уже в возрасте 69 лет.

Первое его путешествие началось с плавания вдоль берегов между Валенсией и Мотрилем и было полно приключений; из Мотриля он прошел горную Андалузию, собирал растения на пастбищах Сиерра-Невады. Первый год в Андалузских горах ознаменовался открытием нового вида пихты — знаменитой *Abies pinsapo* Boiss. Первые сведения об этой андалузской пихте найдены в отчетах одного английского инженера, некоего Баулеса, занимавшегося исследованием альмаданских ртутных копей. Не будучи ботаником, этот ученый инженер обратил внимание на то, что горные цепи в районе Гранады покрыты огромными «Abetes». В Испании эти массивы хвойного леса назывались тогда «pinsapares». Вот что пишет Буассье об открытии этой пихты на юге Испании: «В апреле 1837 года среди растений, собранных Хенслером на Сиерра-Бермея около Эстепона́, я нашел ветку хвойного, которая меня поразила тем, что была усажена, как густая щетина, исключительно толстыми, короткими листьями. Хенслер сообщил мне, что у населения это хвойное известно под названием «pinsapo», но что он сам никогда его не находил в плодах, что и затрудняло его определение, хотя он думает, что это одна из разновидностей *Abies excelsa*. В первый год тщетно ищет Буассье шишки этого дерева: они не нашлись ни под деревом, ни на его ветвях. Прошел год, наступила осень. Несмотря на трудности путешествия, связанные с гражданскими войнами, Буассье едет в Испанию, чтобы вторично побывать в уже известных ему местах с целью собрать плоды и семена тех растений, которые он гербаризировал весной прошлого года. В конце сентября, приехав в Гранадские Альпы, Буассье предлагает Хенслеру совершить экскурсию в Сиерра-де-ла Ньеве. Велика же была их радость, когда у подножья снежной горы, на высоте в 3500 футов, они нашли деревья «pinsapo», верхушки которых были покрыты зрелыми шишками. Разница в строении и форме этих шишек по сравнению с другими европейскими видами была настолько велика, что не оставалось никакого сомнения в том, что это особый, присущий югу Испании вид. Собрав шишки, Буассье часть семян разослал в различные ботанические сады Европы. Между прочим, как указывает дендролог Барбей, первые семена, собранные тогда Буассье в Андалузии и интродуцированные в Центральную Европу, дали гигантские деревья в Валлейе и Миолане. Сохранив колоритное и звучное испанское название, Буассье сделал его эпитетом нового вида пихты, которая стала с того времени называться «*Abies pinsapo*». В этом же году он был в Малаге, Кадиксе, Севилье, Кордове, Сарагоссе и возвращался на родину через Мадрид и более северные районы страны.

Первые результаты поездки в Испанию были опубликованы в 1838 г. Буассье сделал заново краткие описания 1800 видов, изучив около 100 000 экземпляров растений. Им было описано 200 новых видов. В том же самом году появляются в печати его обработки в «Prodromus» Декандолля, где он описывает 21 вид из семейства Сложноцветных, найденный им в Испании.

В 1845 г. выходит его двухтомное сочинение «Voyage botanique dans le midi de l'Espagne». После двух-трех сочинений, можно сказать «камерного» типа, Буассье обрадовал ученых Европы новым, монументальным сочинением, совершив внезапный взлет трудом, который в свое время Ашерсон назвал «epochmachendes Werk». Появление в науке «Ботанического путешествия на юг Испании» принесло автору славу и определило его место среди крупнейших систематиков и флористов мира. Оно привлекло внимание не только ботаников, но также географов, климатологов и даже экономистов. Стоит только пробежать хотя бы по некоторым страницам этой интересной книги, как станет ясно, насколько тщательно подготовился Буассье к этому путешествию и как вообще он был широко и всесторонне образован; знание литературы, истории и экономики Испании поражало современников. А. Шода-младший на юбилейном заседании, посвященном этому путешествию, сказал, что Буассье в этом сочинении проявил себя не только как ученый ботаник, географ, альпинист, но и как художник и поэт и особенно как человек, в лучшем значении этого слова. «Мы в действительности должны считать, — говорит он далее, — Эдмона Буассье основателем культурной связи между Испанией и остальной Европой».

[1] Ф. Шода, сын крупнейшего ботаника своего времени Робера Шода.

В первом томе особенно интересна ботаническая география юга Испании. Огромное удовольствие доставляет читателю и его живой рассказ о самом путешествии. С тонким юмором рассказывает Буассье о приключениях с бумагой для сушки растений. Перед читателем раскрывается колоритная картина испанских порядков того времени. С трудом добрался он до Малаги — банды карлистов заполняли дороги и устраивали бои. «Я привез из Франции бумагу, — пишет он, — особого качества, ввоз которой в Испанию был запрещен. Еще в Валенсии эта бумага была причиной неприятностей, из которых выпутался я не без труда. В Малаге я мог бы эту бумагу провезти контрабандой, но чистосердечно показал ее в таможне, не сомневаясь в том, что рекомендательные письма, которыми я запасся для самых главных начальников города, устранят все трудности; но я имел дело с кучей чиновников, жаждущих притеснить иностранца, и с одним старым плутом из «administrador», который, не видя никакой пользы для себя от этого дела, отговаривался своей честностью и ответственностью. Все это было напрасно, даже рекомендации политического шефа. Нужно было писать в Мадрид; но из Мадрида разрешение пришло только через 5 месяцев, когда пора было уже ехать обратно. Хорошо, что удалось закупить бумагу, какая была в городе, хоть и неплохого качества, но такого маленького формата, что на листы ее нельзя было поместить ни одного образца целиком».

Красочные наброски различных мест, по которым он двигался со своим проводником Антонио, погонщиком мулов, мы встречаем то в одном месте книги, то в другом. Вот описание унылого пейзажа по дороге к Гуадиаро: «Дорога по направлению к Гуадиаро была монотонна; изо дня в день мы проходили плоские песчаные места, входили и выходили, и снова шли вброд через Гвадалквивир, который делал тысячу поворотов, то разделяясь на много рукавов, то образуя широкие запруды. Ничего не было кроме бесконечного и сплошного сухого дрока — *Genista sphaerocarpa* («retama») с тонкими склоненными, как у плакучей ивы ветвями. Печальный вид этого кустарника вдохновил моего Антонио на следующие куплеты:

La retama en el campo
La pisa el caminante
A mi que soy mosuela
No me faltare el amante.

Каждый андалузский крестьянин знает наизусть множество таких куплетов, из которых многие не лишены особой прелести, так как под их кажущейся простотой скрыта удивительная острота».

Буассье интересовали самые различные стороны путешествия. Весь первый том заключает, кроме описания природы, и картинное изображение нравов и быта самих испанцев, их жилищ, их одежды; иногда он воспроизводит разговоры с различными представителями народа — и эти строки проникнуты то тонким юмором, то мягким лиризмом, но всегда дышат теплотой и любовью к этой стране.

А вот другой отрывок, где Буассье показал свое умение составлять не только научные ботанические сообщения, но и описывать, как будто делая это мимоходом, замеченные им черты характера андалузцев и жителей Малаги. «Мы въехали в Малагу 11 мая 1837 года утром, одетые по тогдашней моде этой страны, голову украшало сомбреро, вокруг пояса был патронташ, на плечах пищаль. Этот костюм, который носили деревенские жители, а также горожские в тех случаях, когда отправлялись в путешествие, был очень удобен, тем более, что вид сюртука и круглой шляпы вызывал среди населения переполох, сопровождаемый ожесточенным лаем собак, и почти всегда вас принимали за англичанина, а это являлось очень плохой рекомендацией перед «rataros».

Нельзя не увлечься и не заразиться энтузиазмом, когда читаешь следующие строки: «Поднявшись на самую высокую точку, на 3520 футов над уровнем моря, мы очутились в центре изумительной панорамы. Там, около Малаги, можно было различить огни Малаги, далее с другой стороны — горы окрестностей Гранады, и с противоположной стороны — другие цепи гор провинции Ронда до скал Гибралтара, верхушки которых были опоясаны легким дымком. Но вид, от которого я не мог отвести глаз и который вызвал во мне понятное чувство восхищения, это были горы Африки — континента, который я увидел впервые. Можно было ясно видеть раздвоенную верхушку горы, возвышавшуюся на Сеутой, далее en face другую, более высокую гору, очертания которой были менее четки из-за постепенно расширяющегося ущелья. Позже я мог различить этот берег уже из самой Малаги, хотя для этого нужно было и светлое время и более высокое положение, чем сама крепость Гибралтара».

Поднимаясь на вершины Сьерра-Ньевы и любуясь африканским берегом, Буассье

высказывал предположение, что его *Abies pinsapo* должна быть найдена и в горах северной Африки. Интуиция не обманула его: во время первой мировой войны ряд ботаников Мэр (Maire), Анберже (Emberger), Трабю (Trabut), Себаллока (Ceballoca) и Боланос (Bolanos) были туда заброшены судьбой и обнаружили там во многих местах это драгоценное хвойное.

Во втором томе «Путешествия» описано 236 новых видов. Сюда вошли представители неизвестной дотоле альпийской флоры Испании — лютики, генцианы, фиалки, армерии и несколько древесных пород. Всего приведено 1904 вида, и для каждого, кроме указания местонахождения в самой Испании, дается и общее географическое распространение. Прекрасные цветные таблицы наиболее интересных растений этой флоры оказывают помощь систематикам при выяснении того или иного вида. Этой книгой путь в сказочную иберийскую страну, наконец, был открыт и для других исследователей. Пробудился интерес не только к южной части Испании, которой была посвящена книга Буассье, но и к остальным ее районам. Поездка Буассье в Испанию вдохновила испанских ботаников — Хенслера, Педро дель Кампо и других, которые после нее усилили свою исследовательскую работу. Еще больше, чем раньше, эта страна стала привлекать ученых, они стали ездить в Испанию. Из ботаников туда отправились Лёреш и Лёвье, Бюрна и Барбей. За Буассье последовали его дети и его почитатели, которые бывали там и при его жизни и когда его уже не было в живых. Среди почитателей Буассье был и крупнейший швейцарский ученый Роберт Шода, совершивший туда несколько поездок, в результате которых появились увлекательные очерки «Excursions botanique en Espagne et en Portugal», посвященные памяти Буассье.

После смерти жены Буассье, по словам Альфонса Декандолля, с еще большей страстью продолжает путешествовать, собирать и описывать растения, посещает различные гербарии, музеи, библиотеки различных стран Европы. Он побывал в Германии — в Веймаре и Дрездене, в Австрии — в Праге и Вене, в Англии, в Норвегии, в Дании, в Италии и в Португалии. В 1862 г. он предпринял путешествие в Россию, которое, однако, не удалось осуществить. Он экскурсировал в Пиренеях, в северной части Испании, в окрестностях Мадрида, Барселоны, Аликанте. Был на севере Африки, в Танжере и Алжире.

Изучая на юге Испании ксерофитную флору, Буассье обратил внимание на то, что многие слагающие ее виды не встречаются во флоре Европы, и очень сходны с видами флоры Востока. Он мог судить об этом, так как получил от одного любителя ботаники, хирурга из Афин, богатую коллекцию растений. Впечатление от этих прекрасно собранных образцов оказалось настолько сильным, что Буассье прерывает свою работу в Испании и отправляется на восток — в Грецию и в Малую Азию. В 1845—1846 гг. он едет в Египет, Сирию и Палестину. Незадолго до своего первого путешествия на Восток он опубликовал первую тетрадь своих «Diagnoses Plantarum Orientalium Novarum», содержащую описание видов богатейшей коллекции флоры Востока, собранной Оше-Элуа. С тех пор все больше и живее становится интерес Буассье к флоре Востока, и вскоре у него рождается идея написать «Flora orientalis».

Интересно, что Христ (Christ, 1888 г.), автор наиболее полного очерка о жизни Буассье, думал, что Восток привлекает Буассье не только своей флорой и своеобразием своих пейзажей, но что ему приятно было описывать растения с тех холмов и долин, «откуда к нам пришло христианство». Однако Буассье, редактируя список растений, упомянутых в Библии, настолько не придавал значения этой работе, что даже не проставил там своей фамилии.

Когда Буассье приступал к работе по изданию «Flora orientalis», уже существовали различные «Флоры» и «Определители» растений Европы, а также «Flora rossica» Ледебура. Но в изучении стран Востока был заметный пробел — не было подробных географических сведений и почти никто не занимался его флорой и растительностью. Флористическую область Востока Буассье понимал очень широко — от Индии через Малую Азию и Грецию до Египта. Он считал, что эта область представляет собой единое целое. Приводя доказательства своей точки зрения, он опирался на многочисленные факты из климатологии и зоологии.

Нередко были слышны высказывания, что Буассье не интересовался и не занимался вопросами географии растений. На самом деле это не так. И это прекрасно явствует из предисловия к «Flora orientalis». Скромность, которая всегда сопутствовала Буассье, заставила его написать следующие строки в предисловии: «Я набросал в общих чертах (речь идет о географическом очерке, — *С. Т.*), не входя в ботанико-географические детали, которые, быть может, найдут свое место в конце этого труда».

Хотя долгая трудовая жизнь Буассье все же оказалась слишком короткой для завершения всех его научных замыслов, которые возникали у него по мере появления в свет томов «Flora orientalis», все же предложенное им деление флоры Востока на районы сыграло в свое время несомненно прогрессивную роль для ботанической географии.

Для осуществления ботанико-географического деления Востока, Буассье использовал две концепции — систематическую и биологическую, явно отдавая предпочтение первой.

Буассье для флоры Востока выделил четыре следующих района: 1) район с видами растений Средней Европы. 2) Средиземноморский район; 3) восточный район собственно, который в свою очередь он делит на два: арало-каспийский и месопотамский, и 4) район пальм. В шести главах предисловия он дает общую характеристику Греции с островами Адриатического моря и архипелагом, которая связана с европейской частью Турции, граничащей на севере с цепью Балканских гор и Далмацией и Крыма с провинциями Закавказья и Кавказа с его двумя склонами. При этом он отмечает, что Закавказье, которое вошло как часть во «Flora rossica» Ледебура, по характеру своей флоры и по растительности находится в тесной связи с растительностью Персии и Малой Азии, и что невозможно его не включить во «Флору Востока». В третьей главе дается описание Египта и Северной Аравии до линии тропиков; в четвертой — Малой Азии, Армении (в прежнем понимании), Сирии, Месопотамии; в пятой главе — Персии, Афганистана и Белуджистана, и в шестой — Южного Туркестана до 45° сев. шир., который делится на две части недалеко от Аральского озера.

Христ первый высказался критически по поводу этого деления: «Нужно сказать,— пишет он, — что в деталях очень трудно проследить границы такого огромного района. Можно считать, что северная Африка на всем ее протяжении по Средиземному морю могла бы и должна была бы войти естественно в эту область. Тогда как Афганистан, в долинах которого Эчисон нашел деревья и кустарники чисто индийского тропического происхождения, должен бы быть исключен из „Флоры Востока". Чтобы не растянуться слишком, следовало бы кроме того отграничить и отделить Африку в особую область».

Однако современная иерусалимская школа, в свое время возглавлявшаяся Эйгом (A. Eig), делит Восток также на 4 района — Средиземноморский, Ирано-Туранский, Сахаро-Синдийский и Судано-Декканский. Хотя это деление основано на совершенно иных методах, чем те, которыми пользовался Буассье, надо признать, что три его области — Средиземноморская, Собственно восточная и Область пальм в главных своих чертах совпадают с установленными областями и многими современными авторами; пользуясь старыми эпитетами, их можно назвать так: Область маслин (Средиземноморская), Область диких пшениц (*Triticum aaransonii* и многих *Chenopodiaceae*) и Область пальм (Сахаро-Индийская). Если отбросить детали, то в принципе классификация Буассье нашла подтверждение спустя 70 лет.

Для характеристики зональности Буассье использовал факты распространения древесной растительности. Для экологической характеристики юга Испании он применял, может быть с современной точки зрения, несколько примитивный способ, указывая частоту видов и количество особей; все же это позволило ему выделить несколько «стаций» «теплого» района: 1) маквис, 2) песчаные приморские участки, 3) аридные холмы, 4) зону культурных участков, 5) скалы, 6) заросли агав и 7) влажные участки. Как говорит Фернан Шода (F. Chodat), принятые Буассье группировки немногим отличаются от того, что теперь принято называть «формациями». Буассье это сделал особенно отчетливо для юга Испании, «с ясностью, которая была продиктована его гением». Для каждой «стации» он составлял список доминирующих видов.

Страницы «Путешествия в Испанию» изобилуют данными гипсометрическими, метеорологическими, фенологическими и общебиологическими; они дают настолько богатый материал для представления о том или ином районе, что невольно думаешь, что в Буассье таился незаурядный эколог, хотя этот раздел ботанической науки в его время находился еще в зачаточном состоянии. И если современные термины экологии растений отсутствуют в тексте Буассье, то дух этой науки уже чувствовался в географических описаниях «Путешествия на юг Испании». Буассье свою схему вертикальной зональности разумно критиковал, показывая, как намеченные им границы подчас оказываются условными и насколько свойства почвы и топографические изменения влияют на распределение растительности и делают ее отчасти независимой от высоты. Не оставил он без внимания и явление эндемизма. Приводя цифры эндемичных видов для района Гранады и сравнивая их с эндемизмом растений в целом по Испании, Буассье доказывает, что юг Испании, который он изучал, имеет биологическую автономию, что подтверждается и географической изолированностью его от остальных частей страны.

Но вернемся к «Flora orientalis». «Трудно найти, — пишет Липский, — какой-либо крупный недостаток в этом колоссальном труде, сделанном одним человеком. . . Обладающий способностью к усидчивому труду, он выполнил эту задачу, цель своей жизни, с завидной добросовестностью, скромностью и успехом. . .».

«Flora orientalis» показала, что Буассье является подлинным мастером описания растений. Он владел искусством в сжатой форме составлять описание, дающее полное представление о растении. Непринужденная и звучная латынь, простой лаконичный язык его диагнозов и поныне могут служить образцом описания растений. Строки диагнозов говорят нам об огромном систематическом такте, которым обладал Эдмон Буассье. «Flora orientalis» отражает образ идеального флориста и систематика. В поступательном движении систематики мы вносим изменения в интерпретацию некоторых таксонов (видов или родов) Буассье, и тем не менее значение этого сочинения остается таким же: оно огромно!

Не менее, чем диагнозы, важны и краткие примечания следующие за описанием вида: сведения о распространении растения в области флоры Востока и указание общего географического ареала дополняют описание видов

Как справедливо пишет автор некрологической заметки о Буассье в «Gardener's Chronicle», «Flora orientalis» представляет собою весьма оригинальный труд, «где критические суждения венчают всю работу». И если в «Voyage dans le midi d'Espagne», — как говорит Хохройтинер (Hochreutiner, 1937 г.) — Буассье для 956 видов из тысячи девятисот проявил талант фиксировать и примечать то, что наиболее бросается в глаза, и что каждое такое примечание, по существу, является «истинной диссертацией» («veritable dissertation»), то во «Flora orientalis», хотя эти примечания и более коротки,но зато составлены почти для всех видов.

В этих примечаниях Буассье указывает иногда размеры листьев, черешков, соцветия, а иногда и всего растения. Такой метод описания нашел широкое применение в наше время и, к сожалению. в некоторых работах появляется в достаточно утрированном виде. Буассье же представляет собою, как отметил еще В. И. Липский, «редкий контраст с теми систематиками, которые отличают виды с измерительной линейкой в руках, и у которых миллиметр играет роль удельного веса».

Но что особенно поражает в облике Буассье как систематика и флориста — это непреодолимое желание познать истину до конца. Он всячески старался проследить историю вида, интересовался его изменчивостью. его миграциями. Чтобы лучше познать свои новые виды, Буассье по мере возможности изучал их в культуре. Для широких ботанических кругов эта сторона научной деятельности Буассье все еще остается в тени. Мало кто знает о его работе в двух замечательных, созданных им самим, садах. Между тем он очень много работал по акклиматизации главным образом альпийских растений, которыми он особенно дорожил. Его сад с каменистыми горками находился у подножья Юрских гор, в прелестной местности в Валлейе, где холмы тянулись от болотистой равнины и сливались с главной цепью гор в 510 м высоты. Точная дата основания этого сада осталась невыясненной, но есть предположение, что она восходит ко времени возвращения Буассье из первого путешествия в Испанию (между 1838 и 1840 гг.). В 1843 г. Буассье писал Мокэн-Тандону, который был в то время директором Ботанического сада в Тулузе, что он уже давно имеет в культуре довольно большое количество видов из Испании и из Малой Азии. Следовательно, к этому времени сад насчитывал уже не один год своего существования. Первая альпийская горка была заложена сначала у основания ветхого заброшенного строения, издавна принадлежавшего роду Буассье и называемого в семье «Старое логово». Оно было расположено в саду, окруженном стеною, на небольшом участке с восточного въезда в деревню Валлей. С годами сад расширялся все больше и больше. Коллекции живых растений увеличивались после каждого нового путешествия. Этот сад с искусственными скалами и горками в годы, когда не было путешествий, являлся летней резиденцией Буассье. Здесь он изучал своих «альпийцев», и обитатели деревушки Валлей долго помнили высокого человека в большой шляпе, который каждый день по многу часов работал на своих каменистых холмах. Здесь записывал он свои наблюдения и делал различные заметки о том или ином растении. Его любимцами были пересаженные живые растения, но и выведенных из семян у него было очень много, так как он вел обширный обмен материалом со многими ботаниками и любителями-коллекционерами из разных стран; у него в саду были растения и из Северной Америки со Скалистых гор, и из Гималаев, и из пиренейских доломитов. всего около 3500 видов. Здесь было до сотни форм камнеломки и даже такая редкость. как *Saxifraga florulenta*, которой было посвящено немало строк в переписке Буассье с его друзьями. Многочисленные виды восточных колокольчиков, различные виды *Androsace*, ястребинки, разнообразные виды *Erodium*, *Linaria*, декоративный с бледно-розовыми венчиками *Acanthophyllum mucronatum*, *Aethionema glanduliflorum*, *A. cordatum*, *Alyssum pyrenaicum* и другие виды украшали искусственные «горы» этого сада. Наконец, коллекция многолетних видов рода *Silene*, с которыми Буассье пришлось немало помучиться при их обработке. «У меня волосы встали дыбом сначала, когда я принялся за их классификацию», — писал он друзьям, — ни одного постоянного признака ни в соцветии, ни в чем-либо другом. . .».

«Мои горы», называл Буассье свой сад, где из расщелины в стене террас выглядывали кисти своеобразного скального левкоя *Matthiola vallesiaca*. Очевидцы рассказывали, что впечатление от этих «гор», сооруженных в этом саду, было полное, особенно когда в разгар лета здесь, над цветущими террасами, вились клубы альпийских и южных насекомых, которые сопровождали в путешествии растения, увлекшие их за собой.

Еще многие годы после смерти Буассье в этих «горах» хранили его почитатели (а может быть, хранят и до сих пор) старый молоток для разбивания камней, маленькую скамеечку, на которой он отдыхал, и драгоценную записную книжку, где каждый год он отмечал семена, полученные со всех концов земного шара.

Кроме этого альпийского сада. у Буассье был второй сад, расположенный на берегу озера между Женевой и Коппэ, где он часто проводил зимние месяцы. Здесь у него была оранжерея с коллекцией орхидных, бромелиевых и различных других

декоративных тропических растений. Здесь же в открытом грунте он высаживал большое количество видов хвойных, собранных со всего света, и они великолепно росли вблизи водного пространства, защищенные туманом, обволакивающим их зимой. В этом саду было около 2000 видов.

Неистовый исследователь. неугомонный собиратель растений, не знавший, что такое усталость, Буассье в возрасте 60 лет мог по двенадцать часов подряд совершать верховые поездки (рисунок). В жизни обычно мягкий и спокойный, в путешествиях он становился особенно живым и веселым, воодушевленным, исполненным удивительным свойством увлекать за собой и старых людей и особенно молодежь, которая считала за счастье следовать за ним. Интересны его советы участникам экспедиции; вот,



Буассье (*справа*) и Ройтер (*слева*) на экскурсии в Приморских Альпах; находка редчайшего растения — примулы Аллиони.

По зарисовкам художника Дюмонта (из «Известий Женевского ботанического общества»).

например, один из них: «Вы хорошо сделаете, — говорил он, — если не возьмете с собой ботанических книг. Могу Вас уверить — Вы должны будете читать их и потеряете время. В экскурсиях лучшими книгами будут Вам Ваши глаза».

О том. какой это был замечательный путешественник, говорят все его биографы. Имея за плечами лишь 27 лет, он проявил себя уже как талантливый организатор научных экспедиций, как исследователь, прекрасный альпинист и непревзойденный коллекционер. Достаточно вспомнить, что за одно первое свое путешествие на юг Испании он собрал 1800 видов, которые составляли 100 000 гербарных экземпляров. Сто тысяч экземпляров! Один человек! А когда он искал какой-нибудь вид, он не останавливался ни перед какими трудностями. За два месяца до своей смерти, уже больной, не взирая на свои 75 лет, он поднялся на вершину Сюмэ, чтобы собрать редчайший вид — интересовавшую его тогда *Tozzia alpina* — полупаразитную траву из сем. Норичниковых. «Но до того, как сделаться окончательно ботаником, — пишет Густав Бовэ (Beauverd, 1937 г.), — юный ученый коллекционировал раковины. Когда я вступил в должность хранителя его гербария, в котором было много всякой мебели красного дерева, многочисленные ящики в шкафах были заполнены раковинами, собранными в пресных и соленых водах. Они были тщательно этикетированы с указанием географического ареала и их биологических особенностей».

Что касается ботанических принципов Буассье, то некоторые ученые упрекают его в том, что его не занимали теоретические проблемы. Христ пишет, что у Буассье отсутствовал вкус к вопросам абстрактным и общим, — однако это не недостаток, по мнению Христа, а мудрое ограничение своей деятельности («. . .une sage restriction de son activité»).

Действительно, Буассье не испытывал особой склонности к отвлеченным и теоретическим рассуждениям. Однако было бы несправедливо принять полностью такую точку зрения. Буассье писал к друзьям, что его интересовала изменчивость видов. «Я никогда, — пишет он, — не наблюдал ни чуждых трансформаций, ни абсолютного постоянства форм; но что особенно поражает — это легкость, с какой формируются гибриды в саду, где собраны различные виды одного рода, привезенные сюда с самых различных географических точек. Это указывает нам, — говорит он далее, — с какой осторожностью нужно делать заключение о растениях, измененных в культуре».

При внимательном чтении предисловия к «Flora orientalis» перед ботаниками раскрываются систематические принципы Буассье (Observations diverses : XXIX). Разделив все растительное царство, описанное во «Flora orientalis», на большие разделы и родственные ряды семейств, Буассье использовал в основном систему Декандолля, но внес некоторые изменения соответственно более новым системам, как система Бентама и Гукера. Впоследствии он изменил свою точку зрения на систему, принятую им во «Flora orientalis», но поскольку вышло уже несколько томов, то менять ее уже не было возможности.

Хотя некоторые ученые (Hochreutiner, Barley) считают Буассье крупнейшей фигурой дарвиновского времени, он, к сожалению, не принял концепции великого англичанина. Буассье не был дарвинистом. Это было естественно и логически вытекало из мировоззрения большинства интеллигенции того времени, еще воспитанной в суровых христианских традициях. Вот что пишет сам Буассье по этому поводу в том же предисловии (однако с возрастом, когда критические качества ума заостряются, взгляды его несколько изменились): «Не принимая ни в какой-либо степени дарвиновской гипотезы, которая находится в несогласии с внутренней сущностью бытия и с постоянством видов, которое мы видим при воздействии внешних факторов, я рассматриваю виды не как условное понятие человеческого ума, а как творения, возникшие в различные эпохи по воле всемогущего».

Нет сомнения, что для Буассье виды были реальными единицами и их разграничение было для него самым важным делом. «Не будучи собственно дарвинистом, — писал о нем Линский, — Буассье тем не менее отличался способностью отличать это родство с замечательным чутьем и, формулируя его не на основании книжных единичных признаков, а на совокупности многих признаков, часто непередаваемых, но вполне понятных тому, кто привык к постоянному наблюдению в природе и кто знает, что природу нельзя втискивать в книжные рамки».

Буассье занимался вопросами возникновения формы, разновидности и их иерархией. Его интересовали и миграции видов, и связанные с ними изменения. Свою работу в гербарии он сочетал с наблюдениями в саду. Во «Flora orientalis» он взял себе за правило включать только те виды, которые он видел или в гербарии, или живыми в саду, или в природе. Установив масштабы варьирования вида, он отграничивал его от близко родственного вида и от вида с признаками строго гибридными. Когда ему удавалось установить много промежуточных форм между двумя видами, он их объединял. Если, наоборот, промежуточных форм найдено не было и, кроме того, ареал, был разобщен, он утверждал этот вид.

Из этого следует, что высказывание Буассье о божественном начале и постоянстве видов было скорее вызвано традицией, а не истинными его убеждениями. Так в сущности было и с Линнеем. Ведь известен ряд случаев, когда великий натуралист отступал от своих взглядов, если он сталкивался с явным фактом изменчивости вида. Вспомним его высказывание о происхождении *Achillea alpina* или *Thalictrum lucidum*.

Род в представлении Буассье есть творение человеческого ума. Обсуждая сущность рода, он часто становился на практическую точку зрения: легкость или трудность точного определения, позволяющая установить такой род. Он сравнивал роды и находил, что одни из них могут быть такими, которые различаются многими признаками от других, другие — по одному или только по двум признакам, но настолько, что люди сразу их могут распознавать.

Буассье несомненно интересовался правилами ботанической номенклатуры, проект которых впервые подготовил к Парижскому конгрессу ботаников Альфонс Декандолль. Но конгресс состоялся в 1867 г., а тома «Путешествия на юг Испании» и «Flora orientalis» стали выходить значительно раньше. Буассье строго придерживался биномиальной номенклатуры; кроме того, всякий раз, когда это возможно было выяснить, Буассье, применял наиболее раннее название вида даже в таких случаях, когда видовой эпитет был несправедлив: например, для *Bupleurum gibraltaricum* Ламарка синонимом является *B. verticale* Ортега. Буассье отмечает, что название Ортега было бы более желательно, так как в Гибралтаре этот *Bupleurum* встречается очень редко, но тем не менее сохраняет эпитет Ламарка, как приоритетный: «comme plus ancien». Христ и некоторые другие биографы называют Буассье «декандоллистом» и считают его самым блестящим учеником Огюста Декандолля. Кроме того, он был другом и сотрудником Альфонса Декандолля.

Независимо от нашего отношения к теоретическим взглядам автора «Flora orientalis» для всех нас одно остается неоспоримым: значение его систематических и флористических работ огромно. Применяемые им номенклатурные правила для своего времени находились на высочайшем уровне. Плодовитость его работ по систематике поразительна: кроме «Voyage botanique dans le midi de l'Espagne», «Flora orientalis» — двух сочинений, хорошо знакомых каждому систематику, потребовавших от автора исполинского труда и ставших его «aere perennius», — известны также его замечательные обработки различных труднейших родов, так называемых «genera damnata» в «Prodromus» Декандолля и его монографии семейств *Plumbaginaceae* и *Euphorbiaceae*.

Работа Буассье над «Flora orientalis» и его уже обнародованные труды привлекли внимание ботаников различных стран мира. О них писали в Англии, в Германии; Ашерсон в «Известиях Немецкого ботанического общества» писал, что «благодаря Буассье мы получили возможность понять генетическую связь, которая существует между флорами Центральной и Передней Азии». Русская наука также не осталась в стороне: в 1860 г. Общество естествоиспытателей в Москве издало in quarto труд Буассье и Бузе на немецком языке «Aufzählung der auf einer Reise durch Transcaucasien und Persien gesammelten Pflanzen». А ботаники Средней Азии уже в наше время в благородном порыве души посвятили свои «Schaedae ad Herbarium Florae Asiae mediae» памяти Буассье. В посвящении, написанном специально на французском языке, родном языке Буассье, мы находим искреннее признание в том, что «если бы не было „Flora orientalis“, то ботаники Средней Азии находились бы, действительно, в затруднении перед хаосом неизученной флоры Персии, Афганистана, Сирии, и цикл изолированных и разрозненных форм, которые наполняют нашу страну, очень часто тесно связанных с такими же из Передней Азии, был бы для нас непонятен».



Э. Буассье в детстве.

Заканчивая этот биографический эскиз, нельзя удержаться от того, чтобы не сказать несколько слов, как о человеке, о Буассье среди друзей и в семейном кругу, а также остановиться на его внешности. И здесь бросается в глаза удивительная гармония между внешним и внутренним обликом его. Природа щедро одарила его не только недюжинным многогранным талантом, но и прекрасной наружностью. Портрет, написанный госпожей Менье-Рошилли, приложенный в воспоминаниях его внука — тезки Эдмона Буассье, говорит нам о том, что в детстве он был, что называется «прелестным ребенком». Но не менее привлекательна была и внешность Буассье в старшем возрасте, об этом пишут и Христ, и внук Буассье, и Ройтер. Буассье был высокого роста, стройный, гибкий и ловкий, его лицо с седеющей бородой и высокий чистый лоб, обрамленный черными волосами, его синие глаза, полуприкрытые опущенными веками, выражение покоя, а иногда энергии, доброты, в то же время достоинства, — вся его внешность, отражавшая благородство его души, сразу же привлекала к себе людей. По описанию Христа, скромный, несколько даже застенчивый, доброжелательный и интересующийся не только науками и искусством, но чуткий к интересам других людей, Буассье имел множество друзей и вел с ними огромную переписку. Его корреспондентами были, кроме того, ученые всего мира, среди которых были и русские — Чихачев, Бунге (кстати упомяну, что уже престарелого Бунге Буассье возил к подножию Валлийских Альп). Он не зарывался в работу так, чтоб забыть других. Семья занимала в его жизни огромное место. Путешествия, экскурсии, развлечения, среди которых любимейшим был сбор грибов, — все было связано с внуками — детьми его сына и дочери. Его рабочий кабинет никогда не был закрыт для детей: в громадном столе, покрытом многочисленными пачками растений, был ящик, набитый самыми разнообразными игрушками. Это был истинный друг детей.

Буассье никогда не забывал и своего гражданского долга: он с исключительной добросовестностью нес военную службу в качестве артиллерийского офицера и всегда

помнил о своих обязанностях избирателя. Скромный, требовательный к себе, этот «швейцарский патриций» (как называл его Липский) мог бы занять выдающееся положение в политической и общественной жизни Швейцарии или сделать не менее блестящую военную карьеру, но предпочитал жить в кругу семьи и среди гербарных листов, работать в деревенской тишине, и только любовь к музыке заставляла его иногда выезжать в город на какой-нибудь интересный концерт.

В воспоминаниях Ройтера, Бюрна, Барбея Буассье представлялся человеком всегда с бодрым духом, человеком, который никогда не терялся в трудных положениях, никогда не отступал от намеченной цели. Его никто никогда не видел в раздраженном состоянии. Прекрасно пишет о нем Христ, что в открытой широте его души заключалось много детской чистоты и простодушия, но что трудно было найти человека с более тонкими чувствами, а старика с более молодым сердцем.

Буассье со всей жизнеутверждающей силой своей души не давал сломить себя наступающему на него времени; он не унывал, встречаясь со старостью. Но тяжелое желудочное заболевание, первый раз проявившееся после лихорадки, которую он в свое время подхватил в Африке, сломило его. До самых последних минут страсть к растениям не угасала в нем. Альфонс Декандолль рассказывал, что, прикованный к кровати, делая последние усилия, за 2 часа до того момента, когда навсегда закрылись его глаза, Буассье попросил принести ему альпийский колокольчик (*Campanula crassipes*), который, он знал, должен был в это время цвести на его каменистых горках. Когда ему подали этот колокольчик, он сжимал его в пальцах и рассматривал его со счастливым выражением лица. Это было прощание ученого с наукой. Он умер 25 сентября 1865 года.

После Буассье науке осталось огромное наследство: в некрологе Христа есть таблица, из которой мы узнаем, что Буассье сделал 18 496 описаний видов, из которых 3600 описано новых видов им одним, а 2388 — совместно с другими ботаниками. 28 новых родов описано вместе с Бунге, Хелдрейхом, Шульц-Бипонтинусом, Баланзой, Ройтером и др. В честь Буассье описаны роды *Edmondia* и *Boissiera*. В настоящее время автор этих строк установил новый род из семейства *Apiaceae*, который и назвал в честь Буассье *Pierredmondia*.[1] Его фамилия стала видовым эпитетом многих растений — только на Кавказе насчитывается около двух десятков видов с названиями boissieri или boissieriana. Сам он описал 103 новых рода, среди которых такие шедевры, как *Acantholimon*, *Chionodoxa*, *Didimophysa*, *Mericarpaea*, *Physoptychis*, *Rhizocephalus* и др. Особенно много интересных родов установлено им для семейства Зонтичных — *Lerechia*, *Lisaea*, *Pyramidoptera*, *Sclerochorton*, *Smyrniopsis*, *Stenotaenia*, *Thecocarpus*, *Agasyllis*.

Труды Буассье внесли неоценимый вклад в систематику растений. Буассье по праву является корифеем флористики, и в памяти ученых, которым дороги научные ценности прошлого, на многие поколения останется прекрасный образ Буассье, как человека и как честного труженика — ученого!

Когда статья была уже в наборе, мы получили из Женевы от директора Ботанического института и сада профессора Ш. Бэнп и доктора Ж. Бокэ фотографию с портрета Э. Буасье на эмали художника Гларлона, за что автор им приносит глубокую благодарность.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Софья Г. Тамамшян.

(Получено 2 VI 1961).

[1] *Petroedmondia* Tamamsch. g. nov. habitu affine *Smyrniopsidis* Boiss. et *Opopapacis* sed mericarpii formaque structura anatomici valde diversum est.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

О ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПАЛИНОЛОГИЧЕСКОЙ КОМИССИИ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА С НОЯБРЯ 1959 ПО АВГУСТ 1961 Г.

Отчет о деятельности Палинологической комиссии Всесоюзного ботанического общества за период с мая 1956 по май 1959 г. был написан Л. А. Куприяновой и Е. Ф. Асаткиной и опубликован в № 3 «Ботанического журнала» за 1960 г.

Палинологическая комиссия с прискорбием извещает о кончине бывшего секретаря комиссии Евдокии Филипповны Асаткиной. Е. Ф. Асаткина вела большую общественную и производственную работу, принимая участие в составлении Атласов спор и пыльцы кайнозойских и мезозойских отложений, выпущенных Всесоюзным геологическим институтом.

Память о Е. Ф. Асаткиной сохранится надолго в сердцах ее товарищей по совместной работе.

С ноября 1959 по август 1961 г. состоялось 15 заседаний комиссии (с 36-го по 50-е включительно) и в том числе по одному совместному заседанию с палеоботанической и микологической комиссиями. За последний период работы комиссии (с октября 1960 по август 1961 г.) состоялось 7 заседаний и 2 собрания бюро комиссии. С 28 марта 1961 г. в состав бюро комиссии входят Л. А. Куприянова (председатель), В. В. Зауер (заместитель председателя), Д. Б. Архангельский (секретарь) и ответственные по различным разделам работы комиссии — Е. Н. Ананова, Н. Д. Мчедлишвили, К. А. Любомирова и Н. М. Бондаренко.

Работа комиссии заключалась главным образом в организации докладов палинологов. В первую очередь комиссия старалась в программу своих заседаний включить доклады палинологов из периферийных палинологических лабораторий.

Большую работу комиссия провела по сбору адресов палинологов для издания «Адресная книга палинологов Советского Союза», которая вышла в свет в мае 1961 г. Книга поможет осуществлению более тесного контакта и обмена опытом между палинологами Советского Союза.

На 15 заседаниях было заслушано 17 докладов и сообщений, посвященных вопросам морфологии пыльцы, истории флоры и растительности, номенклатуры и таксономии. 7 докладов сделано иногородними палинологами. Характерно и то, что четвертая часть сообщений представляла материалы кандидатских диссертаций.

На 36-м заседании комиссии 24 ноября 1959 г. присутствовало 10 членов Общества и 7 гостей. **Л. А. Куприянова** (Ленинград) сделала сообщение «О работе Палеоботанической секции на IX Международном ботаническом конгрессе» (Куприянова являлась делегатом конгресса). Сообщение это опубликовано в № 8 Ботанического журнала за 1960 г.

На 37-м заседании 25 декабря 1959 г. присутствовало 6 членов Общества и 6 гостей. **Е. Н. Ананова** (Ленинград) сделала доклад: «К истории акчагыльской флоры Татарии». Доклад вызвал оживленное обсуждение.

На 38-м заседании 8 января 1960 г. присутствовало 7 членов Общества и 3 гостей. **С. А. Абрамова** прочла доклад «Пермо-триасовая флора Мировского месторождения солей (Болгария)». В докладе излагался материал по исследованию спор и пыльцы из этого солевого месторождения Народной Республики Болгарии. В одном образце соли было обнаружено более 50 видов пыльцы и спор, в то время как Клаус, Потонье и Лешик определили из солей Западной Европы только от 10 до 35 видов. На основе проведенного палинологического изучения предположительно установлен пермо-триасовый возраст исследованной соли.

На 39-м внеочередном заседании 26 января 1960 г. присутствовало 8 членов Общества и 6 гостей. **К. А. Любомирова** (Ленинград) сделала сообщение о спорово-

пыльцевых комплексах палеогеновых отложений Тазовского полуострова (Западная Сибирь). Материал опубликован в «Очерках по геологии севера Западно-Сибирской низменности» (Тр. ВНИГРИ, вып. 158, 1960 г.).

На 40-м заседании 26 февраля 1960 г. присутствовало 10 членов Общества и 8 гостей. **Ц. Т. Чжан** (аспирант Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР) доложил о результатах работы над кандидатской диссертацией на тему «Морфология пыльцы семейства *Hamamelidaceae*». В докладе сообщались результаты исследования 52 видов, относящихся к 19 родам этого семейства. На основе изучения морфологических особенностей пыльцевых зерен ему удалось систематизировать их многообразие и высказать соображения о генетических связях в семействе. Чжаном была продемонстрирована схема родственных отношений представителей семейств (по данным палинологии) *Hamamelidaceae* и *Altingiaceae* и многочисленные микрофотографии пыльцевых зерен гамамелидовых.

На 41-м совместном заседании палинологической и палеоботанической комиссий 18 марта 1960 г. присутсвовало 10 членов Общества и 8 гостей. **М. Х. Моносзон** (Москва) сделала доклад «Флора маревых в отложениях ледниковых эпох на территории европейской части СССР». Изучение морфологии пыльцы маревых позволило ей определить ископаемую пыльцу до вида, что открывает новые возможности для более широких палеогеографических исследований и выводов. Докладчиком составлены описания пыльцы 117 видов современных маревых, относящихся к 49 родам из 51, произрастающих на территории СССР. Кроме того, исследованы 50 образцов из 17 пунктов ледниковой и внеледниковой области, причем из этих образцов определено 44 вида, принадлежащих 21 роду маревых. Материал доклада представляет часть кандидатской диссертации Моносзон.

На 42-м заседании Палинологической комиссии 22 апреля 1960 г. присутствовало 7 членов Общества и 8 гостей. **М. А. Седова** (Ленинград) сделала доклад «Спорово-пыльцевые комплексы юрских и нижнемеловых отложений Забайкалья». Палинологическое изучение юрских и меловых отложений дало возможность их сопоставления в ряде районов Забайкалья. В процессе работы было выделено большое количество спорово-пыльцевых комплексов.

На 43-м заседании комиссии 24 мая 1960 г. присутствовало 6 членов Общества и 10 гостей. **В. Ш. Агабабян** (Ереван) сделал доклад «Морфология пыльцы и некоторые вопросы систематики семейства *Saxifragaceae*». Доклад являлся предварительным сообщением данных по диссертационной работе. Агабабян изложил результаты исследования пыльцы 33 родов семейства, дав палинологическую характеристику всех подсемейств. В заключение была продемонстрирована схема типов пыльцы *Saxifragaceae*. В обсуждении доклада приняли участие Куприянова, Ананова и др.

44-е заседание являлось семинаром Научно-исследовательского географо-экономического института при Ленинградском университете и Палинологической комиссии Всесоюзного ботанического общества. Заседание состоялось 28 октября 1960 г.; на нем присутствовало 15 членов Общества и 10 гостей. **Е. Н. Ананова** (Ленинград) сделала доклад «Палинологические данные к вопросу об объеме четвертичного периода». Доклад подвергся оживленной дискуссии.

На 45-м внеочередном совместном заседании палинологической и микологической секций 23 ноября 1960 г. присутствовало 15 членов Общества и 10 гостей. **П. А. Попов** (Красноярский край, пос. Большая Мурта) сделал доклад о многочисленных формах спор грибов, обнаруженных им в меловых. третичных и четвертичных отложениях Сибири. Он отметил, что встречаемость спор грибов в образцах очень велика, иногда достигает 25%; однако до последнего времени палинологи обращали очень мало внимания на их споры в связи со слабой изученностью спор современных грибов. Попов подчеркнул важное значение спор грибов для стратиграфии отложений.

На 46-м заседании комиссии 13 декабря 1960 г. присутствовало 14 членов Общества и 5 гостей. **Н. Д. Мчедлишвили** (Ленинград) прочла доклад «О новой группе покрытосеменных растений из верхне-меловых отложений Западной Сибири». Ею было установлено по пыльце большое число родов и видов покрытосеменных растений из верхнемеловых отложений Сибири. Объем и систематическое положение новой группы не выяснены, но она имеет большое значение для стратиграфии верхнемеловых отложений. Материал доклада готовится к печати и будет опубликован в Трудах ВНИГРИ коллективом авторов под руководством Самойлович и Мчедлишвили («Пыльца и споры Западно-Сибирской низменности. Юра—Плиоцен»). В прениях по докладу обсуждался вопрос о систематическом положении группы и связи ее с естественными группами современных растений. В обсуждении приняли участие Л. А. Куприянова, Е. Г. Бобров, Е. М. Аветисян, В. В. Зауер, И. А. Ильинская и др.

На 47-м заседании комиссии 10 января 1961 г. присутствовало 8 членов Общества и 5 гостей. **Е. С. Малясова** (Ленинград) сделала доклад «Палинологические данные к стратиграфии четвертичных отложений Кольского полуострова, Карельской АССР и Карельского перешейка». Это сообщение было сделано по теме кандидатской диссертации. Основной целью работы Малясовой являлось выяснение значения метода спорово-пыльцевого анализа для стратиграфического расчленения четвертичных отложений на территории указанных выше районов. В течение десяти лет было проанализировано

не менее 2000 образцов. Был использован также обширный материал других исследователей. На основании полученных палинологических данных выделены горизонты: ледниковый, без спор и пыльцы; мгинский межледниковый (опорный стратиграфический) и ледниковый, который характеризуется спорово-пыльцевым комплексом, образовавшимся за счет подстилающих межледниковых осадков. Палинологические данные хорошо согласуются со сводным литолого-стратиграфическим разрезом четвертичных отложений изученных районов, составленным Н. И. Апухтиным. В обсуждении доклада приняли участие Л. А. Куприянова, В. Н. Васильев, Е. Н. Ананова, В. В. Зауер и др.

На 48-м заседании комиссии 28 марта 1961 г. присутствовало 8 членов Общества и 4 гостей. **Е. З. Исагулова** (г. Львов) прочла доклад «Палинологическая характеристика Львовско-Волынского каменноугольного бассейна». Палинологическое исследование Исагуловой является одним из первых исследований юрских отложений европейской части СССР. Исагуловой определено много интересных форм пыльцы и спор. Полученные данные сопоставляются с результатами исследований пыльцы и спор из юрских отложений Сибири.

На 49-м заседании комиссии 11 апреля 1961 г. присутствовало 13 членов Общества и 13 гостей. Были заслушаны доклады **И. Е. Перельсон** (Рязанская область, пос. Рыбное) «Аминокислотный состав пыльцы некоторых медоносов» и **Г. К. Кондратьева** и **В. Д. Нащокина** (г. Красноярск) «Спорово-пыльцевые комплексы мезозойских отложений районов Западно-Сибирской платформы».

В докладе Перельсон были сообщены результаты химического анализа пыльцы 13 видов растений, отобранной у пчел в виде обножки с помощью пыльцеуловителя. В пыльце определялись содержание общего азота и сырого протеина, а также ее аминокислотный состав. Выяснено, что наилучшей пыльцой по содержанию незаменимых для пчел аминокислот является пыльца фацелии, клеверов, василька синего, ив и других растений. Также установлено, что если пыльца содержит много лизина, то в больших количествах присутствуют гистидин и аргинин. Содержание общего азота у изученных видов растений изменяется в широких пределах.

В докладе Нащокина и Кондратьева были изложены результаты исследований, проведенных в течение 1956—1960 гг. коллективом палинологов лаборатории Казачинской экспедиции Красноярского геологического управления. Доклад был иллюстрирован таблицами, диаграммами и «Атласом спор и пыльцы», содержащим 129 таблиц оригинальных микрофотографий ископаемых спор и пыльцы (всего более 1000 изображений). Доложенные материалы представляют большой научный и практический интерес; они являются весьма ценными для стратиграфии изученного района; а также позволяют провести сопоставление мезозойских отложений Западно-Сибирской низменности, Сибирской платформы и Арктики. В обсуждении доклада приняли участие С. Р. Самойлович, М. А. Седова, Э. Н. Кара-Мурза, В. В. Зауер и др.

На 50-м внеочередном совместном заседании палинологической комиссии Всесоюзного ботанического общества и палеоботанической секции Палеонтологического общества 4 августа 1961 г. присутствовало 12 членов Общества и 17 гостей. Были заслушаны информации **И. М. Покровской** (Ленинград) «О предстоящей Всесоюзной палинологической конференции в г. Новосибирске осенью 1962 г.» и **Л. А. Куприяновой** (Ленинград) «О 1-й Международной палинологической конференции в штате Аризона (США, г. Таксон) 23—27 апреля 1962 г.».

В сообщении Покровской указывалось, что Всесоюзное совещание палинологов будет посвящено проблеме номенклатуры и таксономии ископаемых спор и пыльцы. Намечено около 12 докладов. При обсуждении было решено пригласить на конференцию главным образом руководителей лабораторий, а также тех палинологов, которые занимаются вопросами таксономии и номенклатуры. Желательно также присутствие работников периферийных палинологических лабораторий.

Л. А. Куприянова сообщила о предварительной программе конференции. В программе намечена организация десяти секций: 1) Стратиграфия, 2) Эволюция и флористические связи, 3) Морфология и таксономия, 4) Археология, 5) Аэробиология, 6) Пыльца в меду, 7) Экология и палеоклиматология, 8) Микроскопические водоросли и родственные им группы, 9) Методика, 10) Секции демонстрации. Работа трех первых секций будет включать проведение следующих симпозиумов и конференций круглого стола: 1) Ранние растения, 2) Границы перми и границы гондванской системы, 3) Эволюция голосеменных растений и стратиграфия мезозоя, 4) Граница мел-третичные отложения, 5) Плейстоцен, 6) Таксономия современных растений, 7) Морфология, 8) Конференция круглого стола по морфологическим терминам, используемым в палинологии, 9) Конференция круглого стола по номенклатуре, 10) Конференция круглого стола по составлению Каталога спор и пыльцы и по учреждению Международных палинологических организаций.

Из советских палинологов для работы в Программном комитете и для организации симпозиума по номенклатуре была приглашена Е. Д. Заклинская; Н. А. Болховитина приглашена для работы в секцию «Эволюция» (эволюция голосеменных растений) и Куприянова — в секцию «Морфология») (систематика современных растений). До и после конференции состоятся экскурсии в Мексиканские леса, посещение

местонахождений наиболее важных Третичных флор на северо-западном побережье Тихого океана, экскурсии в пустынные районы в окрестностях Таксона, на Большой Каньон и др.

После сообщения Куприяновой по подготовке к Международной палинологической конференции были выдвинуты кандидаты в организационный комитет.

Председатель Палинологической комиссии — *Л. А. Куприянова.*
Секретарь Палинологической комиссии — *Д. Б. Архангельский.*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Vol. XLVII № 1

JANUARY 1962

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

Подписано к печати 27/XII 1961 г. М-08748. Бумага 60 × 108¹/₁₆. Бум. л. 5. Печ. л. 10 = 13.70 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15.16. Тираж 3100. Заказ 383

1-я тип. Издательства АН СССР. Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12.